

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel, und Zoologische Anstalt
der Universität Basel

Über Protozoen im Darm höherer Termiten
(Fam. Termitidae)
der Elfenbeinküste

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Roland Gisler
aus Basel/BS

1965

Jena 1967

VEB Gustav Fischer Verlag

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag
der Herren Professoren Dr. R. Geigy und Dr. A. Portmann

Basel, den 29. Juni 1965.

Prof. Dr. A. Annaheim
Dekan



Schweiz. Tropeninstitut Basel (Schweiz)

Über Protozoen im Darm höherer Termiten (Fam. Termitidae)
der Elfenbeinküste

Von ROLAND GISLER

Mit 49 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

I. Allgemeiner Teil

1. Einleitung und Problemstellung	78
2. Untersuchte Termitenarten und ihr Biotop	80
3. Materialbeschaffung und Technik	83
4. Bestimmung und Benennung neuer Arten	84

II. Spezieller Teil

1. Morphologische und systematische Untersuchungen	
A. Flagellaten	
a) Allgemeines	85
b) Gattung Monocercomonas	86
c) Gattung Trichomonas	87
d) Gattung Chilomastix	90
e) Gattung Retortamonas	92
B. Amöben	
a) Allgemeines	93
b) Gattung Endamoeba	96
c) Gattung Endolimax	115
d) Hyperparasitismus	118
C. Gregarinen	
a) Allgemeines	120
b) Gattung Gregarina	122
c) Familie Actinocephalidae	140
d) Nicht bestimmbare Eugregarinen	141
D. Ciliaten	142
a) Allgemeines	142
b) Gattung Nyctotherus	142
c) Gattung Balantidium	151
d) Peritriche Ciliaten	153
2. Verteilungsmuster der Darmprotozoen höherer Termiten	
a) Allgemeines zur Wechselbeziehung zwischen Darmprotozoen und höheren Termiten	156
b) Einfluß der Nahrung	162
c) Einfluß der Lebensweise	166
d) Einflüsse ökologischer Faktoren	168
e) Wirtsspezifität	170
f) Parasitophyletische Betrachtungen	170
Literatur	175

I. Allgemeiner Teil

1. Einleitung und Problemstellung

Unser Wissen um ein gesetzmäßiges Zusammenleben von Termiten und Protozoen fußt auf einer ansehnlichen Zahl von Untersuchungen, die sich über die Zeitspanne von etwa einem Jahrhundert erstrecken. Die erste Arbeit, die eine solche Beziehung erwähnt, stammt von dem Franzosen LESPÈS (1856) und trägt den Titel: „Recherches sur l'organisation et les mœurs du Terme lucifuge.“ Der Autor schreibt im Kapitel über den Verdauungstrakt: „Au ventricule fait suite une poche volumineuse, courbe, boursouflée, et pleine d'une matière brune, dans laquelle fourmillent les nombreuses Infusoires, dont j'aurai à m'occuper plus tard . . .“ und später nochmals: „L'intestin est ordinairement rempli d'une sorte de bouillie brune, vivante agglomération d'Infusoires.“ Erst 25 Jahre später wurde dieser erste Hinweis für LEIDY (1881) zum Ausgangspunkt einer genaueren Untersuchung der Protozoen in *Reticulitermes lucifugus*. Die systematische Stellung der neu entdeckten Organismen, die er zu den Ciliaten zählte, blieb ihm rätselhaft, wichen sie doch ganz gewaltig von der Morphologie aller bisher bekannten Arten ab. Die bizarr geformten Flagellaten (Polymastiginen und Hypermastiginen) weckten sehr bald die Neugierde vieler Protozoologen, und in den darauffolgenden Jahren entstand eine Flut von Arbeiten, die sich zwar ausschließlich mit Darmprotozoen der „niederen Termiten“ (Mastotermitidae, Calotermitidae, Hodotermitidae und Rhinotermitidae) beschäftigten (GRASSI 1885, 1917; DE MELLO 1920—54; DUBOSQ & GRASSÉ, GRASSÉ & HOLLANDE 1924—44; GRASSÉ 1935—52; CLEVELAND 1925—64; KIRBY 1926—52). Heute gehören die Flagellaten der niederen Termiten zu den am besten untersuchten Protozoen überhaupt. Bald nach ihrer Entdeckung und morphologisch-taxonomischen Bearbeitung stellte sich die Frage nach ihrer Bedeutung für den Wirt. Viele interessante Arbeiten, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, brachten den Nachweis einer echten Symbiose zwischen Flagellat und Termit. Die großen Polymastiginen produzieren zellulosespaltende Enzyme und übernehmen so einen wichtigen Teil der Verdauung für ihren Wirt. Dafür finden sie im Termitendarm optimale Lebensbedingungen.

Wie aber liegen die Verhältnisse in der viel artenreicheren Gruppe der „höheren Termiten“ (Fam. *Termitidae*)?

In einer kurzen Arbeit über die Evolution der Symbiose bei den Isopteren von GRASSÉ und NOIROT (1959) wird eine allgemeine Übersicht über die bisher in höher evoluierten Termiten gefundenen Protozoenklassen gegeben. Arbeiten, die auf einzelne Protozoenarten eingehen sind rar, und ich werde auf diese in den entsprechenden Kapiteln hinweisen. GRASSÉ und NOIROT betonen, daß die Termitiden keine symbiontischen Flagellaten, wie wir sie in niederen Termiten antreffen, beherbergen. Diese Einheitlichkeit wurde von einer Vielfalt von Assoziationen abgelöst, über deren Be-

deutung wir nur sehr mangelhaft unterrichtet sind. So kommen wahrscheinlich bei sämtlichen Termitiden spezifische Darmbakterien vor. Andererseits leben die Vertreter der *Macrotermittinae* in einer bemerkenswerten Symbiose mit einer bestimmten Pilzart, die sie auf selbst angelegten Pilzgärten im Nest züchten.

Bei einigen Arten findet man Darmprotozoen. Diesen gilt die vorliegende Untersuchung. Unser Ziel war, auf Grund vergleichend morphologischer und systematischer Studien, ein erstes Inventar der Darmprotozoen, die in höheren Termiten der Elfenbeinküste leben, aufzunehmen.

Im weiteren ging es uns darum, abzuklären, ob zwischen der Biologie des Wirtes (Nahrung, Populationsdichte, Biotop, phylogenetische Stellung usw.) und dem Verteilungsmuster seiner Darmbewohner eine Übereinstimmung herausgelesen werden kann.

Wie aktuelle Arbeiten (NOBLE & NOBLE 1961; DOGIEL 1963) zeigen, sind solche Fragen für die vergleichende Parasitologie von Bedeutung.

Diese Untersuchung wurde im Schweizerischen Tropeninstitut in Basel auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. R. GEIGY durchgeführt. Ich freue mich, meinem hochgeschätzten Lehrer für sein stetes Interesse und seine wertvolle Beratung meinen besten Dank aussprechen zu dürfen. Besonders danken möchte ich ihm für seine großzügige Unterstützung als es darum ging, eine Forschungsreise an die Elfenbeinküste auszurüsten. Die Arbeit in Afrika gehört zu meinen wertvollsten Erfahrungen und hat mir die Möglichkeit gegeben, reichlich Material für die vorliegende Untersuchung zu sammeln.

Die ersten Exkursionen vom Schweizerischen Forschungszentrum in Adiopodoumé aus unternahm ich gemeinsam mit Herrn Dr. E. ERNST (Schweiz. Tropeninstitut), der mich mit der allgemeinen Biologie der einheimischen Termitenarten und den mannigfaltigen Methoden der Feldarbeit vertraut machte. Herr Dr. ERNST führte in Basel ebenfalls die Bestimmung der Termiten durch. Auch ihm danke ich herzlichst für seine Bemühungen und wertvollen Ratschläge. Ebenso bin ich den beiden aufeinanderfolgenden Direktoren des Centre Suisse in Adiopodoumé, Herrn Dr. A. AESCHLIMANN und Herrn Dr. R. ECKERT für ihre liebenswürdige Hilfsbereitschaft bei administrativen Problemen zu Dank verpflichtet. Danken möchte ich auch den Herren ILTIS und LESSENT von der Station de Pisciculture in Kokondekro, die mir in sprichwörtlich afrikanischer Gastfreundschaft während meines Aufenthaltes im nördlichen Savannengebiet Unterkunft und Arbeitsraum zur Verfügung gestellt haben.

Für die kritische Durchsicht und die wertvollen Anregungen zu meinem Kapitel über Gregarinen spreche ich Herrn Dr. J. THÉODORIDÈS (Maître de Recherche au C. N. R. S., Paris) sowie seiner Schülerin Mlle I. DESPORTES meinen besten Dank aus. Besonders danke ich meiner Braut, Fräulein CHRISTINE IM HOF, für ihre hilfreiche Abschrift des Manuskriptes.

2. Untersuchte Termitenarten und ihr Biotop

Die Grundlage zu dieser Arbeit bildet die Materialbeschaffung an der Elfenbeinküste. Die erste Hälfte des Jahres 1962 verbrachte ich im Centre Suisse de Recherches Scientifiques (C. S. R. S.) in Adiopodoumé. Die Lage dieser Forschungsstation im Süden des Landes an der Ebrié-Lagune war für ein Unternehmen wie das unsrige geradezu prädestiniert, befindet sich doch in unmittelbarer Nähe ein wahres Termiten-Eldorado: der Urwald von Banco (Naturschutzgebiet). Auch die Umgebung des Labors ist reich an verschiedenen Termitenarten, was die Aufarbeitung wesentlich erleichterte.

Der ganze Süden des Landes wird von einem 100—300 km breiten Urwaldgürtel überwuchert. Er hemmt das Verdunsten der Bodenflüssigkeit, was zu gleichbleibender Luftfeuchtigkeit und Temperatur und damit zu konstanten mikroklimatischen

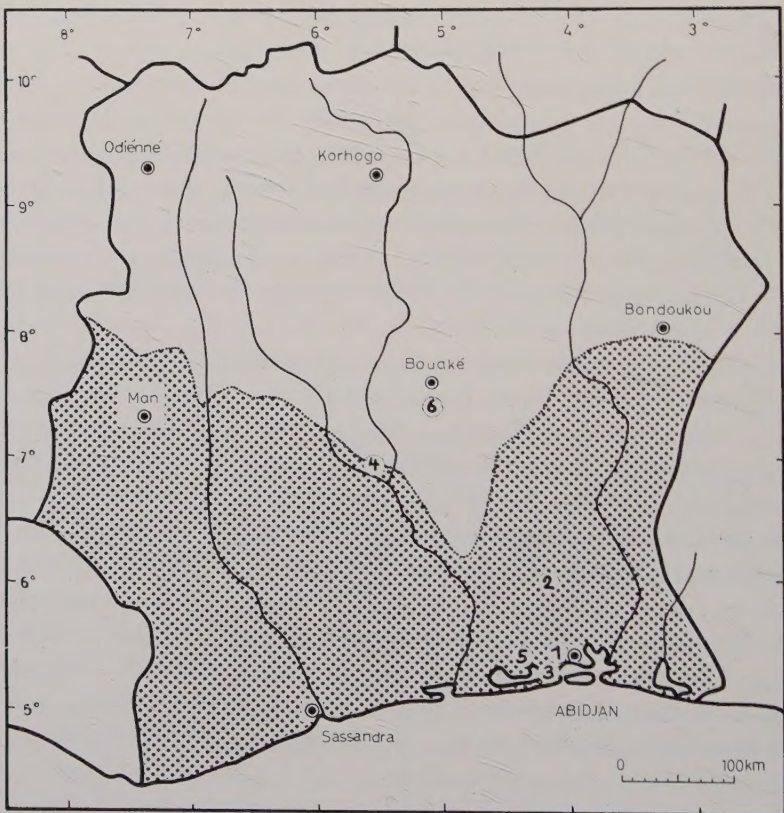


Abb. 1. Karte der Elfenbeinküste mit den Fundorten.

1 = Urwald von Banco; 2 = Urwald von Yapo; 3 = C. S. R. S. und Presqu'île an der Ebrié-Lagune; 4 = Urwald von Bouafé; 5 = Littoralsavanne von Dabou; 6 = Kokondekro (Baule-Savanne); punktiert = Urwaldgürtel.

Bedingungen führt. Das kommt vor allem denjenigen Termitenarten zugute, die kein eigenes Nest bauen oder um Nahrung zu suchen ihren Bau verlassen. Ich habe in folgenden Urwaldgebieten gesammelt:

1. Urwald von Banco und Yapo (Primärer, tropischer Regenwald).
2. „Presqu'île“ an der Ebrié-Lagune (Sekundärer, tropischer Regenwald; hydrophiler Küstenwald).
3. Urwald von Bouaflé (Mesophiler Tropenwald).

Auf eine Charakterisierung der verschiedenen Urwaldtypen kann hier verzichtet werden, da sich Termiten der gleichen Art aus verschiedenen Waldzonen bezüglich ihrer Protozoenfauna nicht unterscheiden.

Aus der Urwaldzone habe ich folgende Termitenarten untersucht:

Unterfam.: *Amitermitinae*

- Microcerotermes edentatus* (WASMANN)
- Microcerotermes fuscotibialis* (SJÖSTEDT)
- Microcerotermes progrediens* (SILVESTRI)
- Cephalotermes rectangularis* (SJÖSTEDT)
- Anoplotermes* sp.

Unterfam.: *Termitinae*

- Thoracotermes macrothorax* (SJÖSTEDT)
- Allognathotermes hypogeus* (SILVESTRI)
- Euchilotermes tensus* (SILVESTRI)
- Ophiotermes grandilabius* (EMERSON)
- Cubitermes fungifaber* (SJÖSTEDT)
- Cubitermes* sp.
- Procubitermes sjöstedti* (VON ROSEN)
- Basidentitermes mactus* (SJÖSTEDT)
- Orthotermes depressifrons* (SILVESTRI)
- Termes hospes* (SJÖSTEDT)
- Pericapritermes urgens* (SILVESTRI)

Unterfam.: *Macrotermitinae*

- Acanthotermes acanthothorax* (SJÖSTEDT)
- Protermes minutus* (GRASSÉ)
- Macrotermes ivoriensis* (GRASSÉ & NOIROT)
- Odontotermes rectanguloides* (SJÖSTEDT)
- Ancistrotermes* sp.

Unterfam.: *Nasutitermitinae*

- Nasutitermes* sp.
- Mimeutermes giffardi* (SILVESTRI)
- Eutermellus convergens* (SILVESTRI)

Mehr als die Hälfte des Landes ist Savannengebiet. Bei den sog. Littoralsavannen handelt es sich um kleine Grasinseln im Urwaldgürtel, die vor allem im Süden entlang

der großen Lagunen (Dabou, Cosrou, N'zida) vorkommen. Nach neuesten Erkenntnissen handelt es sich hier um Relikte einer längst verflossenen Trockenperiode.

Aus dieser Zone (Youhouli und Umgebung von Dabou) stammen die folgenden Termitenarten:

- Unterfam.: *Amitermitinae*
Amitermes evuncifer (SILVESTRI)
- Unterfam.: *Termitinae*
Cubitermes fungifaber (SJÖSTEDT)
Cubitermes suberenulatus (SILVESTRI)
- Unterfam.: *Macrotermitinae*
Bellicositermes natalensis (HAVILAND)
Bellicositermes bellicosus (SMEATHMAN)
Ancistrotermes sp.
- Unterfam.: *Nasutitermitinae*
Trinervitermes trinervius (RAMBUR)
Trinervitermes sp.

Etwa in der Mitte des Landes dringt die nördliche Savanne weit in den Urwaldgürtel ein („V Baoulé“, Baulesavanne). Sie ist nach einer der wichtigsten ethnologischen Volksgruppen, den Baule, benannt. In der üppig mit Busch durchsetzten Landschaft kommen auch Waldinseln vor und man spricht deshalb von einem Wald-Savannen-Mosaik. Die Ausbreitung des Waldes wird durch die jedes Jahr von neuem entfachenden Savannenbrände verhindert.

Folgende Termitenarten stammen aus der Umgebung von Kokondekro und Bouaké:

- Unterfam.: *Amitermitinae*
Microcerotermes progrediens (SILVESTRI)
Microcerotermes parvulus (SJÖSTEDT)
- Unterfam.: *Termitinae*
Cubitermes sp.
Procubitermes sjöstedti (VON ROSEN)
Noditermes curvatus (SILVESTRI)
- Unterfam.: *Macrotermitinae*
Bellicositermes natalensis (HAVILAND)
Pseudacanthotermes spiniger (SJÖSTEDT)
Ancistrotermes sp.
- Unterfam.: *Nasutitermitinae*
Trinervitermes trinervius (RAMBUR)
Trinervitermes sp.

Insgesamt wurden 36 Termitenarten aus 26 Gattungen untersucht.

3. Materialbeschaffung und Technik

a) Materialbeschaffung im Felde

Wenn es die Verhältnisse erlaubten, wurden ganze Nester (kleinere Erd- und Kartonnester der Termitinae und Amitermitinae) in Plastikbecken ins Labor transportiert. In einem nicht klimatisierten Raum wurden sie in Erde eingepflanzt und hielten sich so bis zur allmählichen Aufarbeitung ausgezeichnet. Bei größeren Nestern (z. B. *Bellicositermes*) entnahm ich Bruchstücke des *Habitaculum*s oder der unteren Nestregionen, in welche sich die Arbeiter geflüchtet hatten. Überdeckt man die Plastikbecken mit einer dünnen Humusschicht, so können die Termiten auch so genügend lang am Leben erhalten werden. Auf längeren Exkursionen leistete eine eigens zu diesem Zweck eingerichtete Aluminiumkiste, in welcher alle Lösungen und Instrumente bruchsicher aufbewahrt werden konnten, ausgezeichnete Dienste.

b) Anfertigen von Ausstrichpräparaten

Dazu muß der Darm aus den Tieren freipräpariert werden. Mit einer ziemlich dicken Nadel sticht man die abgetötete Termiten durch den Kopf. Die Nadel sollte so dick sein, daß die Kopfkapsel sie nach dem Durchstich nur noch als ein dünner Ring umfaßt. Sie bewirkt, daß der Pharynx und die Muskeln, welche ihn an der Kopfkapsel befestigen, zerreißen. Nun werden die zwei letzten Abdominalsegmente mit Uhrmacherpinzetten weggezupft, der Darm am Rektum gefaßt und vorsichtig rückwärts aus dem Körper gezogen. Die Gefahr, daß er dabei zwischen Mitteldarm und Enddarm zerreißt, ist groß. Es empfiehlt sich, das Ausziehen langsam und in Intervallen vorzunehmen. Der Darm wird auf einen mit einem Tropfen Ringerlösung versehenen Objektträger gelegt und mit einem Mikrostilett aufgeschlitzt, so daß sich sein Inhalt in die Ringerlösung ergießt. Dann wird das Gewebe entfernt und der Inhalt wie ein Blutausschlag ausgestrichen. Dazu verwendet man am besten ein Gläschen von der Dicke eines Objektträgers.

Als Fixiermittel wählte ich neben einem Sublimatgemisch nach SCHAUDINN auch Osmiumtetroxyd (Räucherverfahren nach BENDA). Beide Methoden gaben befriedigende Resultate. Das Räuchern mit Osmiumsäure hat den Vorteil, daß die Gefahr des Abschwimmens der fixierten Protozoen viel geringer ist als bei der Schaudinn-Methode, wo die Objektträger mit 70 °C warmer Fixierungsflüssigkeit unterschichtet werden, weil ein dünner Film von denaturiertem Eiweiß die isolierten Teile des Ausstrichs in ihrer Lage festhält. Auch bei Weiterbehandlung in Lösung muß kein Wegschwimmen befürchtet werden.

Als Bedampfungsanlage diente ein dichtschießendes Glasgefäß (überfallender Schiffsdeckel), welches zur besseren Dampfsättigung mit feuchtem Filterpapier ausgeschlagen wurde. In diese Kammer bringt man eine kleine Schale mit der Fixierflüssigkeit und legt den Objektträger mit der noch feuchten Schicht nach unten darüber. Die Fixierungsdauer beträgt 10 Minuten. Wird diese Zeit überschritten, so verschlechtert sich die Färbbarkeit.

Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämatoxylin nach DELAFIELD und Delafield-Lichtgrün.

c) Histologie

Ganze Därme wurden in Duboscq'scher Flüssigkeit fixiert und bis zur weiteren Bearbeitung in 75 % Alkohol aufbewahrt. In Basel wurden sie in Paraffin ($\frac{1}{2}$ 56° + $\frac{1}{2}$ 58° + 5 % Bienenwachs) eingebettet. Geschnitten wurde mit einer Dicke von 7 μ .

Als Übersichtsfärbungen dienten Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Erythrosin und Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Die Heidenhain-Färbung erwies sich als besonders günstig, da sich die dunkeln Protozoen sehr gut vom nicht gefärbten gelblich-braunen Darminhalt abheben.

4. Bestimmung und Benennung neuer Arten

Die Bestimmung sämtlicher Arten beruht ausschließlich auf morphologischen Kriterien. Bei Amöben ist eine Auftrennung auf Grund der Kernstruktur gut möglich. Auch die Anzahl der untersuchten Exemplare (40 bis 300 pro Art) ist genügend groß, um eine klare Definition neuer Arten zu gestatten.

Das gleiche gilt für die Ciliaten, die zwar weniger häufig angetroffen wurden, jedoch dank ihres reich differenzierten Zellkörpers gut voneinander unterschieden werden können.

Schwieriger ist eine systematische Einordnung der kleinen Trichomonaden. Wir betrachten es daher als angebracht, die beobachteten Formen nicht mit neuen Artnamen zu versehen, sondern sie lediglich zu numerieren (z. B. *Trichomonas* sp. 1).

Die größte Schwierigkeit bereitete die Einordnung der zahlreichen Gregarinen. Häufig fehlen wesentliche Stadien des Entwicklungszyklus. Auch vollzieht sich dieser zum Teil außerhalb des Wirtskörpers. In solchen Fällen ist selbst eine Einordnung in eine bestimmte Gattung zweifelhaft, und wir mußten uns darauf beschränken, lediglich eine Beschreibung der beobachteten Stadien zu geben. Da viele dieser problematischen Gregarinenarten in Termiten leben, bei denen diese Parasiten vorläufig nicht nachgewiesen wurden, scheint es uns trotzdem wertvoll, sie in diese Arbeit aufzunehmen.

Wir halten uns dabei an das von THÉODORIDÈS und JOLIVET (1959) vorgeschlagene System, d. h. an Stelle von Artnamen setzen wir eine fortlaufende Numerierung. Falls die Gattung zweifelhaft ist, wird der Gattungsname durch große Buchstaben ersetzt (z. B. *Eugregarina* A).

Die Namenwahl erfolgte in erster Linie auf Grund auffälliger morphologischer Eigenarten. In einigen Fällen wurde die Artbezeichnung des Wirtes verwendet. Wo die gleiche Wirtsart verschiedener ökologischer Gebiete unterschiedliche Protozoen aufwies, wurden auch geographische Bezeichnungen als Artnamen benutzt.

II. Spezieller Teil

1. Morphologische und systematische Untersuchungen

A. Flagellaten

a) Allgemeines

Über die Bedeutung und einzigartige Mannigfaltigkeit der Flagellaten bei primitiven Termitenfamilien wurde bereits in der Einleitung gesprochen. Im Gegensatz dazu ist die Flagellatenfauna der Termitiden monoton und artenarm. Ich halte mich bezüglich der Systematik an die von GRASSÉ (1952) gegebene Einteilung.

Bis heute sind aus Vertretern der Familie Termitidae 6 Flagellaten beschrieben worden, die den Ordnungen *Trichomonadida* (KIRBY 1947) und *Retortamonadida* (GRASSÉ 1952) angehören. Es handelt sich um folgende Arten (Abb. 2 und 4):

Art	Wirt	Fundort
<i>Monocercomonas axostylis</i> (KIRBY 1931)	<i>Nasutitermes kirbyi</i> (SNYDER)	Panama
<i>Trichomonas lighti</i> (KIRBY 1932)	<i>Amitermes beaumonti</i> (BANKS)	Panama
	<i>A. minimus</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. emersoni</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. silvestrianus</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. coachellae</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. wheeleri</i> (DESNEUX)	Kalifornien
<i>Trichomonas labelli</i> (KIRBY 1931)	<i>Mirotermes hispaniolae</i> (BANKS)	Panama
<i>Trichomonas linearis</i> (KIRBY 1931)	<i>Orthognathotermes wheeleri</i> (SNYDER)	Panama
<i>Retortamonas (Embado- monas) termitis</i> (KIRBY 1932)	<i>Amitermes beaumonti</i> (BANKS)	Panama
<i>Chilomastix minuta</i> (KIRBY 1932)	<i>Amitermes beaumonti</i> (BANKS)	Panama

Unser Material enthielt 5 Arten aus 4 Gattungen.

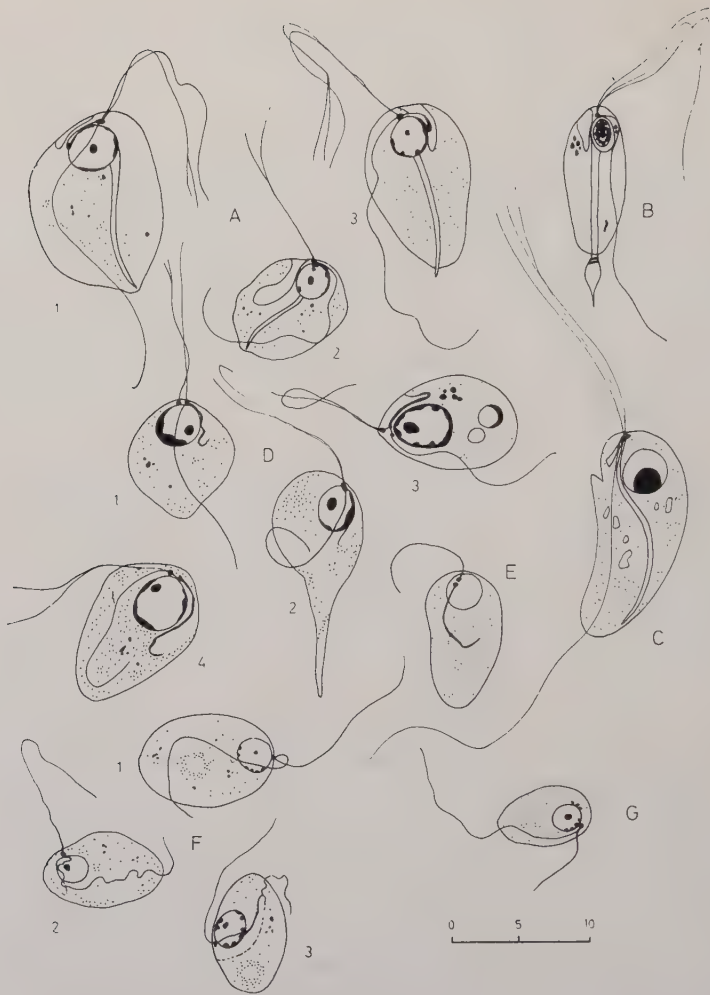


Abb. 2

A = *Monocercomonas mimeutermitis* n. sp.; B = *Monocercomonas axostylis* KIRBY; C = *Monocercomonas termitis* BERNSTEIN; D = *Chilomastix* sp.; E = *Chilomastix minuta* KIRBY; F = *Retortamonas* sp.; G = *Retortamonas termitis* KIRBY. Vergrößerung ca. 1800 $\times$.

b) Gattung *Monocercomonas* Grassi 1879

Vertreter aus dieser Gattung wurden in allen Wirbeltierklassen als Darmbewohner angetroffen. Wirbellosenwirte sind Diplopoden und Insekten. Bei Insekten wurden *Monocercomonas*-arten in Trichopteren- und Tipulidenlarven, Coleopteren und in *Blatta orientalis* gefunden.

Aus Termiten sind bis heute 2 Arten bekannt: *Monocercomonas termitis* (BERNSTEIN 1928) aus *Anacanthotermes morgabius* und *Monocercomonas axostylis* (KIRBY 1931) aus *Nasutitermes kirbyi*.

Monocercomonas mimeutermis n. sp.

(Abb. 2, A 1—3)

Typuswirt: *Mimeutermes giffardi* SILVESTRI (Urwald von Banco).

Diagnose: 8,3—12,5 μm (10,2 μm)¹⁾ lang; 6,3—9,1 μm (7,4 μm) breit. Körperform länglich, sich nach hinten verschmälernd oder kugelig. 3 nach vorne gerichtete Flagellen sind oft zu einer dickeren Geißel vereinigt. Schleppgeißel kräftiger und länger. Kern kugelförmig; Durchmesser 2,5—2,9 μm (2,7 μm).

Zentral gelegener Nukleolus; peripher an Zellmembran größere Chromatinbrocken. Blepharoplast ein einzelnes, großes Korn, eng dem Kern anliegend. Cytostom unterschiedlich groß. Parabasalkörper langgestrecktes, eng dem Kern anliegendes Stäbchen. Axostyl fein, leicht geschwungen.

Im Gegensatz zu *M. axostylis* ist der hintere Abschnitt des Axostyls nicht lanzenförmig verbreitert. Auch konnte ich keine Axostylringe erkennen. Die von KIRBY beschriebenen „siderophilen Granula“ in der Umgebung des Blepharoplasten und des Kerns fehlen ebenfalls. Endoaxostyläre Granula sind keine vorhanden.

Das einfach gestaltete Axostyl von *M. mimeutermis* gleicht eher demjenigen von *M. termitis* (Abb. 2C), wobei sämtliche anderen morphologischen Merkmale deutlich verschieden sind. Gelegentlich tritt am Hinterpol an der Austrittsstelle des Axostyls eine kleine papillenähnliche Ausstülpung auf (Abb. 2, A 3).

c) Gattung *Trichomonas* Donné

Nach der heute bestehenden Auffassung ist die Wirtsspezifität der Trichomonaden mehr oder weniger ausgeprägt. Sie ist für die hier zu besprechenden Arten unsicher, solange wir nichts über das physiologische Verhalten im Wirtskörper und in Kulturen wissen. Die meist sehr kleinen Formen sind polymorph und es ist schwierig, auf Grund rein morphologischer Merkmale verschiedene Arten voneinander zu trennen (Abb. 3).

Trichomonaden sind weit verbreitet. Besonders reich entfaltet sich diese Gruppe in niederen Termiten, wo sie wegen ihrer außergewöhnlichen Größe und differenzierten Organellen ins Auge stechen. Zum Vergleich mit unseren Arten wurden wenige Beispiele in Abb. 4 dargestellt. HENDERSON (1941) wies auf Trichomonaden in *Cubitermes* sp. aus Kenya hin, ohne diese näher zu beschreiben.

1) In Klammer: Mittelwerte. Der vorspringende Teil des Axostyls ist nicht mitgemessen worden.

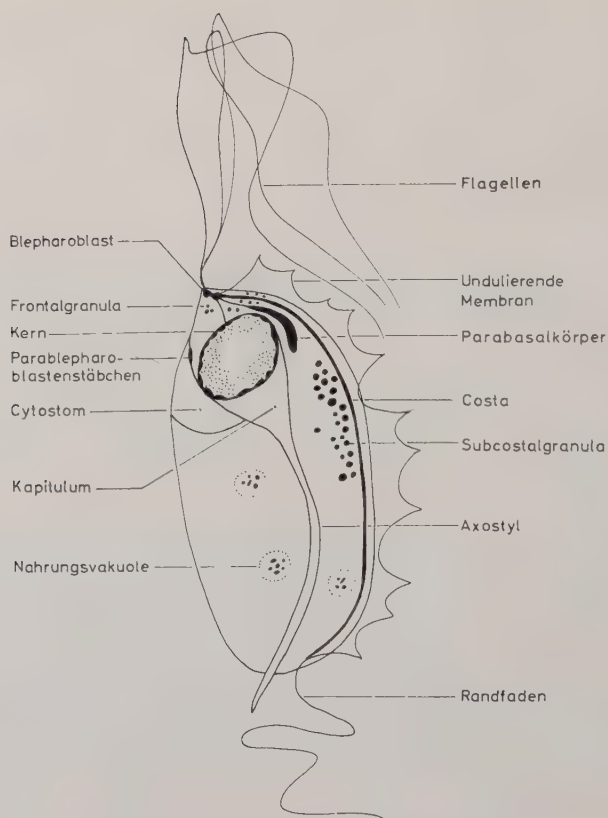


Abb. 3. Schema eines Trichomonaden.

Trichomonas sp. 1

(Abb. 4B; Abb. 5)

Typuswirt: *Ophiotermes grandilabius* EMERSON
(Urwald von Banco)

Zusätzliche Wirte: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Cubitermes sp.

(Savanne von Kokondekro, Urwald von Bouaflé)

Cubitermes sp.

(Savanne von Dabou)

Euchilotermes tensus SILVESTRI

(Urwald von Banco)

Basidentitermes mactus SJÖSTEDT

(Urwald von Banco)

Cubitermes subcrenulatus SILVESTRI

(Savanne von Dabou)

Orthotermes depressifrons SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: Stark variable Körperform, meist oval oder kugelförmig, $7,9\text{--}25\text{ }\mu\text{m}$ ($15,1\text{ }\mu\text{m}$) lang; $6,3\text{--}20\text{ }\mu\text{m}$ ($10,9\text{ }\mu\text{m}$) breit. Pseudopodienähnliche Auswüchse an Vor- und Hinterende. 4 nach vorn gerichtete Flagellen. Hohe, stark gefaltete undulierende Membran mit kurzem Randfaden. Axostyl deutlich vorstehend; seltener nur rudimentär ausgebildet (Abb. 4; Nr. 6). Typisch sichelförmiges Cytostom. Blepharoplast aus 2 Granula zusammengesetzt. Das vordere trägt die freien Geißeln, das hintere sämtliche restlichen Organellen. Costa mäßig dick; rollt sich am Ende ein. Kern kugelförmig oder schwach elliptisch. Kleiner, länglicher Parabasalkörper. Bakteriophag.

Nie spitzt sich ein Körperende zu, wie z. B. bei *T. labelli* (Abb. 4F). Die 4 nach vorne gerichteten Flagellen sind nur schwer zu erkennen, vor allem dann, wenn das Tier im Nahrungsbrei eingebettet ist. Wir fanden jedoch Exemplare, bei denen die Flagellen getrennt vom Blepharoplasten ausgingen und mit Sicherheit abgezählt werden konnten.

Das Axostyl kann sehr weit vorstehen, wobei sich der Flagellat mit diesem Organell an größeren Fragmenten des Darminhaltes fixiert (Abb. 5; Nr. 7). Diese Beobachtung wurde von KIRBY (1932) ebenfalls an *T. lighti* gemacht. Es handelt sich um ein feines, hyalines Röhrchen, das sich nach hinten stilettartig etwas verbreitert, eventuell auch seitlich aus dem Zellkörper austritt, und sonst keinerlei Strukturen erkennen läßt.

Verglichen mit allen anderen beschriebenen Trichomonaden gleicht *Trichomonas* sp. 1 am ehesten *Trichomonas lighti* (KIRBY 1932). Immerhin liegt ein eindeutiger Größenunterschied vor (Abb. 4E). Auch fehlt bei *T. lighti* die typische eingerollte Costa und die stilettartig verdickte Axostylspitze ebenso wie das zwischen Kern und Cytostom liegende Parablepharoplastenstäbchen. Dieses wurde von KIRBY (1931) bei *T. barbouri* und *T. cartagoensis* beschrieben (Abb. 4A u. D), ist jedoch bei diesen beiden Arten viel kleiner. *T. barbouri* und *T. cartagoensis* besitzen ebenfalls ein stilettartig verbreitertes Axostylende, unterscheiden sich aber auf Grund ihres Parabasalkörpers und des breiten Kapitulum klar von *Trichomonas* sp. 1.

Trichomonas sp. 2
(Abb. 4C, 6)

Typuswirt: *Procubitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro, Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Noditermes curvatus* SILVESTRI
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: $7,9\text{--}22,6\text{ }\mu\text{m}$ ($14,2\text{ }\mu\text{m}$) lang; $6,5\text{--}16,7\text{ }\mu\text{m}$ ($10,4\text{ }\mu\text{m}$) breit. Körperende zugespitzt oder abgerundet. Axostyl sehr dünn. Breites, becherförmiges Kapitulum mit Chromatinkissen. Undulierende Membran mäßig gewellt; ziemlich langer freier Randfaden. Costa endet vor dem Körperende. Auffällige, kappenartig über dem Kern angeordnete Ansammlung basophiler Granula (Frontalgranula). Größere, gut anfärbbare subcostale Granula. Sonst wie *Trichomonas* sp. 1.

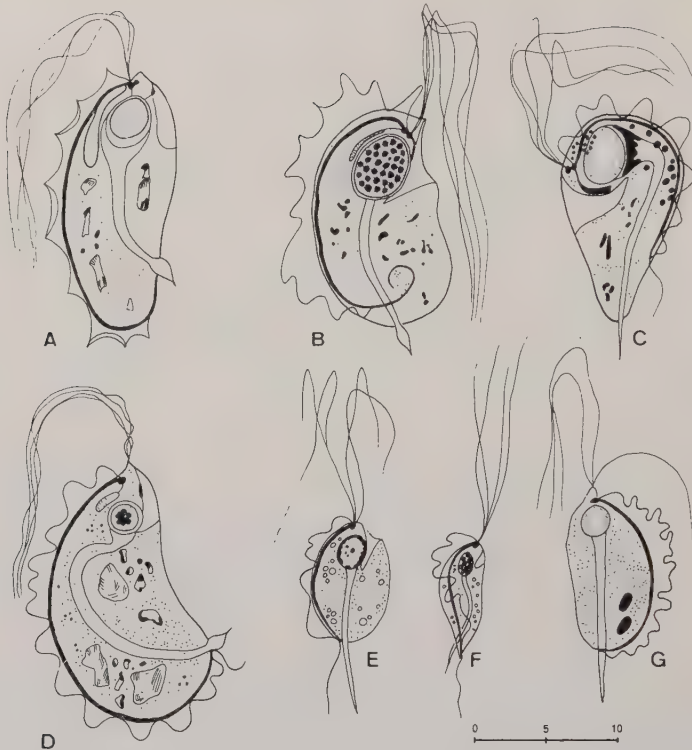


Abb. 4

A = *Trichomonas barbouri* KIRBY; B = *Trichomonas* sp. 1; C = *Trichomonas* sp. 2; D = *Trichomonas cartagoensis* KIRBY; E = *Trichomonas lighti* KIRBY; F = *Trichomonas labelli* KIRBY; G = *Trichomonas termitidis* DOGIEL. Vergrößerung ca. 1900 $\times$.

Trichomonas sp. 2 unterscheidet sich von *Trichomonas* sp. 1 hauptsächlich durch das Axostyl. Hinter dem breiten Kapitulum verengert es sich zu einem dünnen Stäbchen, welches besonders in Individuen aus *Noditermes curvatus* zu einer Fibrille reduziert sein kann. Auch das Cytostom ist größer. Die bei *Trichomonas* sp. 2 typischen Granula im Endoplasma fehlen bei *Trichomonas* sp. 1.

d) Gattung *Chilomastix* Alexeieff

Die erste und einzige bisher in Insekten gefundene Art, *Chilomastix minuta*, beschrieb KIRBY (1932) aus *Amitermes beaumonti*.

Chilomastix sp.

(Abb. 2D)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Savanne von Dabou)



Abb. 5. *Trichomonas* sp. 1.
1, 2, 4 und 6 aus *Ophiotermes grandilabius*; 3 und 7 aus
Euchilotermes tensus; 5 und 8
aus *Cubitermes* sp.
Vergrößerung ca. 1200 $\times$.

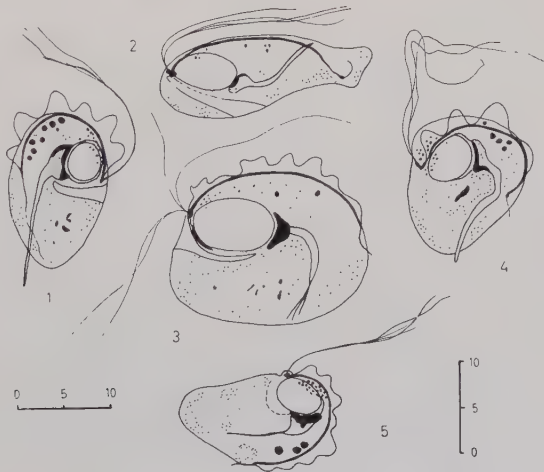


Abb. 6. *Trichomonas* sp. 2.
1, 3 und 4 aus *Procubitermes sjöstedti*; 2 und 5 aus *Noditermes curvatus*. Vergrößerung ca. 1200 $\times$.

Zusätzliche Wirte: *Ophietermes grandilabius* EMERSON

(Urwald von Banco)

Procubitermes sjöstedti VON ROSEN

(Urwald von Banco, Savanne von Kokondekro)

Cubitermes subcrenulatus SILVESTRI

(Savanne von Dabou)

Diagnose: Körperform oval, mehr oder weniger stark abgekugelt. $10,5\text{--}17,6\text{ }\mu\text{m}$ ($12,3\text{ }\mu\text{m}$) lang; $7\text{--}9\text{ }\mu\text{m}$ ($7,5\text{ }\mu\text{m}$) breit. 3 Flagellen (?). Kurze Cytostomfibrille entlang der einen Cytostomwand; oft hakenförmig zurückgebogen. Die Schleppgeißel überragt den Zellkörper nur wenig. Kern kugelig oder leicht oval; Durchmesser $3\text{--}4,8\text{ }\mu\text{m}$ ($3,5\text{ }\mu\text{m}$). Deutlich sichtbarer Nukleolus und periphere Chromatinschollen. 3 Blepharoplasten; einer für die Cytostomfibrille, einer für die Schleppgeißel, der dritte für die restlichen Flagellen. Im Endoplasma manchmal größere Vakuolen, die Bakterien und Pflanzensporen enthalten.

Da nur sehr wenige gute Präparate zur Verfügung stehen, und ich diese Art nicht lebend beobachtet habe, muß ich die Frage nach der Zahl der vorderen Flagellen vorläufig offen lassen. Die der Cytostomwand entlangziehende Cytostomfibrille spricht jedoch eindeutig für einen Flagellaten der Gattung *Chilomastix*. Verglichen mit *Ch. minuta* ist der Kern unserer Art größer. Bei einem Individuum aus *Cubitermes sp.* war das Plasma zu einem langen Fortsatz ausgezogen (Abb. 2, D 2). Die Anordnung der Blepharoplasten gleicht derjenigen von *Ch. mesnili*, einem Darmbewohner des Menschen. Eine klare systematische Einordnung ist auf Grund der vorliegenden Untersuchung nicht möglich.

e) Gattung *Retortamonas* Grassi

Vertreter dieser Gattung parasitieren in Trichopterenlarven, Coleopteren, in *Tipula*, *Belostoma* und in *Blatta orientalis*. *Retortamonas* (*Embadoomonas*) *termitis* wurde aus *Amitermes beaumonti* beschrieben (KIRBY 1932).

Retortamonas sp.

(Abb. 2F)

Typuswirt: *Mimeutermes giffardi* SILVESTRI

(Urwald von Banco)

Diagnose: Regelmäßig oval. $8,3\text{--}10,6\text{ }\mu\text{m}$ ($9\text{ }\mu\text{m}$) lang; $4,8\text{--}7\text{ }\mu\text{m}$ ($5,2\text{ }\mu\text{m}$) breit. Cytostombucht am Vorderpol. 2 Flagellen; eine als Schleppgeißel, wenig länger als der Zellkörper. 2 durch eine Desmose verbundene Blepharoplasten. Kern kugelförmig; Durchmesser $2,2\text{--}2,6\text{ }\mu\text{m}$ ($2,5\text{ }\mu\text{m}$). Lage im Zellkörper variiert. Nukleolus klein; peripher gleich große Chromatinkörner in wechselnder Zahl.

Eine Abtrennung von der von KIRBY (1932) beschriebenen Art ist vorläufig nicht möglich. Gewichtige morphologische Unterschiede, abgesehen von der Größe (*R. termitis* scheint kleiner zu sein), liegen nicht vor. Eine klare Abtrennung ist jedoch von der aus *Blatta orientalis* von BISHOP (1931) beschriebenen *R. (Embadoomonas) blattae* möglich. Jene Art ist beträchtlich größer und ihre Schleppgeißel ist extrem kurz (nicht viel länger als das Cytostom).

B. Amöben

a) Allgemeines

Die Untersuchung der in großer Artenzahl festgestellten Amöben hat ergeben, daß diese den 2 Gattungen *Endamoeba* (LEIDY 1879) und *Endolimax* (KUENEN & SWELLENGREBEL 1917) angehören.

Vertreter der Gattung *Endamoeba* sind vorläufig nur in Schaben und Termiten angetroffen worden. Vertreter der Gattung *Endolimax* finden sich sowohl in Vertebraten als auch in Avertebraten. Aus Termiten sind folgende Arten bekannt:

Art	Wirt	Fundort
<i>Endamoeba disparata</i> (KIRBY 1928)	<i>Mirotermes hispaniolae</i> (BANKS)	Panama
<i>Endamoeba majestas</i> (KIRBY 1928)	<i>Mirotermes hispaniolae</i> (BANKS)	Panama
<i>Endamoeba simulans</i> (KIRBY 1928)	<i>Mirotermes panamaensis</i> (SNYDER)	Panama
<i>Endamoeba sabulosa</i> (KIRBY 1928)	<i>Mirotermes panamaensis</i> (SNYDER)	Panama
<i>Endamoeba beaumonti</i> (KIRBY 1932)	<i>Amitermes beaumonti</i> (BANKS)	Panama
	<i>A. coachellae</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. minimus</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. wheeleri</i> (LIGHT)	Kalifornien
	<i>A. medius</i> (BANKS)	Kalifornien
<i>Endamoeba pellucida</i> (ENDERSON 1941)	<i>Cubitermes</i> sp. (EMERSON)	Kenya
<i>Endamoeba granosa</i> (ENDERSON 1941)	<i>Cubitermes</i> sp. (EMERSON)	Kenya
<i>Endamoeba lutea</i> (ENDERSON 1941)	<i>Cubitermes</i> sp. (EMERSON)	Kenya
<i>Endolimax termitis</i> (KIRBY 1928)	<i>Mirotermes hispaniolae</i> (BANKS)	Panama
<i>Endolimax suggrandis</i> (ENDERSON 1941)	<i>Cubitermes</i> sp. (EMERSON)	Kenya
<i>Endolimax goheeni</i> (DE MELLO & LOBO 1940)	<i>Coptotermes heimi</i>	Indien

Alle diese Arten leben, abgesehen von der von DE MELLO und LOBO beschriebenen *Endolimax goheeni* aus *Coptotermes heimi* (Rhinotermitidae), in Vertretern der Termitidae.

Einen weiteren Hinweis darauf, daß Amöben in niederen Termiten vorkommen können, gibt LIGHT, der eine kleine, bakteriophage Art in *Kalotermes simplicicornis* beobachtete. Eine genauere Beschreibung dieser Art liegt nicht vor, und es scheint gesichert, daß Amöben in niederen Termiten äußerst selten sind.

Im Termitendarm werden keine, oder nur ganz selten Cysten gebildet. Dies wird von allen Autoren für die bis heute beschriebenen Arten bestätigt. Auch Stadien der Kernteilung sind rar. Wir müssen also, wollen wir eine systematische Gliederung vornehmen, in erster Linie das artspezifische Kernmuster berücksichtigen, welches bei allen endozoischen Amöben der Termiten und Schaben charakteristische Unterschiede aufweist. Zu diesem Zweck ist eine genaue Definition der Kernstrukturen unumgänglich, umso mehr, als die Bezeichnungen je nach Sprachgebrauch variieren.

Hauptkriterium ist die Verteilung des Chromatins im Kernbläschen (Abb. 7). Zu diesem Zweck teile ich den Kern in 3 Zonen ein und unterscheide:

- | | |
|---|--|
| a) Peripheres Chromatin: | Haftet der Kernmembran an. |
| b) Chromatin der intermediären Zone
(Gerüstchromatin): | Liegt zwischen der Peripherie und dem Zentrum des Kerns meist in den Knotenpunkten oder an den Fibrillen des Kerngerüsts. |
| c) Zentralchromatin: | Bildet eine unterschiedlich große, inselartig im Zentrum des Kernbläschens schwimmende Agglomeration von Chromatingranula. |

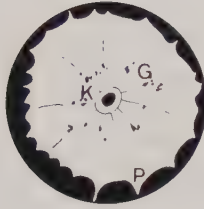
Eine Trennung in Zentralchromatin und Gerüstchromatin kommt natürlich nur dann in Frage, wenn eine deutlich abgegrenzte Intermediärzone vorliegt.

Nach CHATTON (1952) wird der Begriff „peripheres Chromatin“ nur dann gebraucht, wenn wir eine positive Feulgenreaktion erhalten. Falls dies nicht der Fall ist, spricht er vom Perisom (Granula des periendosomalen Raums). In den folgenden Beschreibungen wird allerdings notgedrungen immer der Begriff peripheres Chromatin verwendet, da im Felde weder Feulgenreaktionen durchgeführt wurden, noch etwas über das Schicksal der peripheren Chromatinkörner bei der Kernteilung mit Bestimmtheit ausgesagt werden kann.

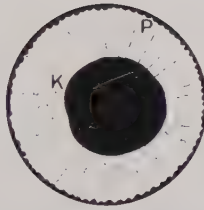
Auch Karyosom und Nukleolus sind auf Grund der üblichen diagnostischen Methoden nur schwer zu unterscheiden. Für den Begriff „Karyosom“ existieren zudem mehrere Synonyme (Endosom, Binnenkörper, Amphinukleolus, basophiler Nukleolus).



Endamoeba



Entamoeba



Endolimax

Abb. 7. Kernschemata.

Z = Zentralchromatin; G = Gerüstchromatin; P = Peripheres Chromatin; K = Karyosom.

Folgende Tatsache scheint bei den bisher untersuchten parasitischen Amöben die Regel zu sein: Bei der Zellteilung teilt sich das Karyosom im Gegensatz zum Nukleolus ebenfalls.

Im Kern gewisser Endamoeba-Arten bezeichnete KIRBY (1928) stark basophile, kugelige Gebilde als Nukleolen. Er führte jedoch keine Feulgenreaktion durch, und es ist unsicher, ob wir es hier mit Nukleolen, überdimensionierten Chromatingranula oder eventuell mehreren Karyosomen zu tun haben.

Solche Strukturen werden im folgenden auf Grund ihrer Morphologie und färberischen Eigenschaften umschrieben.

Schwierigkeiten treten auch bei der Definition des Zentriols (intranukleäres Centrosom) auf. Dieses liegt im Karyosom und wird nur während der Kernteilung sichtbar. Im Zweifelsfalle wird der Begriff Zentralgranulum angewendet. Bei vielen Arten ist das Kerngerüst so ausgebildet, daß einzelne Fäden vom Zentralchromatin

wie die Speichen eines Rades zur Kernperipherie (peripheres Chromatin oder Membran) ziehen. Diese bezeichnen wir als Radialfilamente.

b) Gattung *Endamoeba* LEIDY

Seit der Entdeckung einer kleinen im Darm von *Blatta orientalis* lebenden Amöbe (VON SIEBOLD 1839), welche später der Gattung den Namen gegeben hat, sind mehrere Arbeiten über *Endamoeba blattae* erschienen.

BÜTSCHLI (1878) studierte alle Stadien bis zur Encystierung und nannte sie *Amoeba blattae*. Seine Ansichten gelten im wesentlichen auch heute noch. LEIDY (1879) wies auf das Fehlen der kontraktile Vakuolen hin und stellte die Gattung *Endamoeba* für „forms having a nucleus and no contractile vacuole“ auf. Diese Arbeit wurde in Europa während den folgenden 30 Jahren schlechthin übersehen; eine Tatsache, die leider zu taxonomischen Mißverständnissen geführt hat. Dies vor allem darum, weil CASAGRANDI und BARBAGALLO (1895) in Unkenntnis von LEIDYS neuer Gattung *Endamoeba* eine parasitische Darmamöbe des Menschen *Entamoeba coli* benannten. MERCIER (1910) setzte die Gattungen *Endamoeba* und *Entamoeba* synonym. Die in *Blatta orientalis* gefundene Art wurde in *Entamoeba blattae* Bütschli umgetauft. Auch eine Regel der International Commission on Zoological Nomenclature von 1928 betrachtete die beiden Gattungen als synonym. Die ausführliche Untersuchung von *Endamoeba blattae* durch MORRIS (1936) wies auf wesentliche Unterschiede zwischen dieser Art und den großen menschlichen Amöben hin. Auch andere Arbeiten (LUCAS 1926; KIRBY 1927/32; HENDERSON 1941), in welchen neue Arten aus *Blatta orientalis*, *Periplaneta americana* und verschiedenen Termiten beschrieben wurden, zeigten ganz wesentliche Unterschiede in der Kernstruktur zwischen den beiden zur Diskussion stehenden Gattungen. Obgleich sich beide Gattungsnamen nur durch die Schreibweise unterscheiden, empfiehlt es sich doch, sie beizubehalten, nachdem sich der jüngere Name *Entamoeba* für die wichtigen menschlichen Darmparasiten eingebürgert hat.

Endamoeba iusta n. sp.

(Abb. 8, 9)

Typuswirt: *Cubitermes fungifaber*

(Urwald von Banco)

Zusätzliche Wirte: *Cubitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé)

Cubitermes sp.

(Savanne von Kokondekro)

Cubitermes sp.

(Savanne von Dabou)

Procubitermes sjöstedti VON ROSEN

(Urwald von Banco)

Diagnose: $14,2\text{--}73,4\mu\text{m}$ ($27\mu\text{m}$) lang; $11,7\text{--}50\mu\text{m}$ ($24,3\mu\text{m}$) breit. Cytoplasma fein granuliert, manchmal von kleinen Vakuolen durchsetzt, nach Heidenhainfärbung charakteristisch hellgelb. Keine betonte Trennung von Ekto- und Endoplasma. Pseudopodien selten. Wenn vorhanden, ein breiter Lobus. Zellkörper schwach elliptisch oder kugelförmig. Immer regelmäßiger Umriss. Vakuolen können Bakterien enthalten. 2 Kerntypen: a) Kugelkern; $5\text{--}14,4\mu\text{m}$ ($8,4\mu\text{m}$); b) Bananenkern; $5,6 \times 12,5\mu\text{m}$ ($7,1 \times 10,7\mu\text{m}$). Der Kugelkern ist häufiger (75%). Übergangsstadien kommen vor, ebenfalls zweikernige Stadien. Kernmembran fein, hebt sich deutlich ab. Zentrales Chromatin dicht, klar abgegrenzt, einseitig der Kernmembran anliegend; füllt bis zwei Drittel des Kernbläschens aus. Randständige Körner intensiver angefärbt. Einzelne Granula kugelig oder leicht oval. Zentralkorn mit Hof. Peripheres Chromatin in Form größerer, abgeplatteter Körner (1 bis 4). Intermediäre Zone chromatinfrei. Häufig Radialfilamente, besonders zwischen Zentralchromatin und peripheren Körnern.

Endamoeba iusta ist eine kleine Amöbe, die im Darm der Gattung *Cubitermes* die am häufigsten anzutreffende Art darstellt (50–60%). Bei *Procubitermes* liegt dieser Wert beträchtlich tiefer (20%).

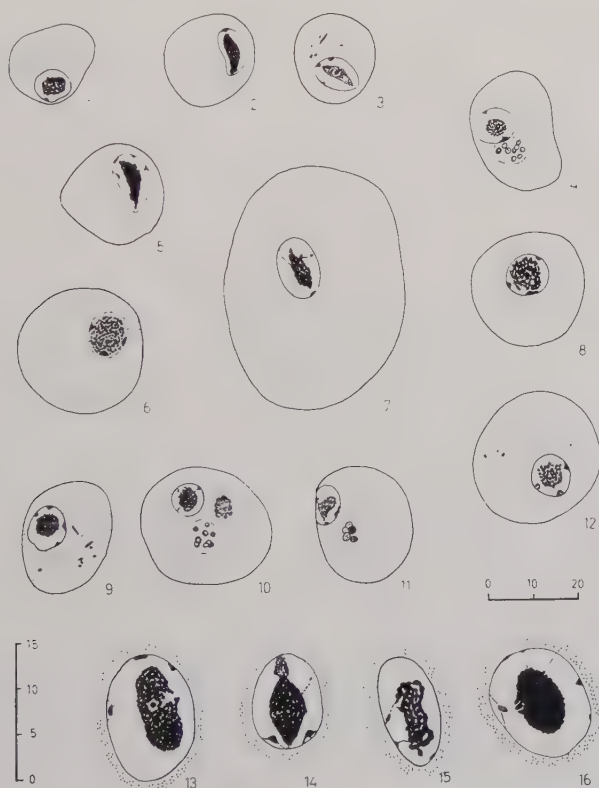


Abb. 8. *Endamoeba iusta* n. sp.

1–12 = Verschiedene Kerntypen. Vergrößerung ca. $600\times$; 13–16 = Kerndetails. Vergrößerung ca. $1200\times$.

KIRBY (1927) fand in *Mirotermes hispaniolae* ebenfalls eine Art (*Endamoeba disparata*) mit zwei Typen von Ruhekernen. Er bezeichnete sie als Kugeln und Spindeln. Die Annahme, daß es sich in unserem Falle beim Bananenkern um ein Mitosestadium handelt, ist nicht zutreffend, denn bei beiden Kerntypen wurden charakteristische Teilungsstadien beobachtet. Die Plasma- und Kernstrukturen stimmen überein; wir haben es also nicht mit verschiedenen Arten zu tun. Alle anderen in den gleichen Wirten nachgewiesenen Amöbenarten sind leicht zu unterscheiden.

Zwischen beiden Kerntypen kommen Übergangsstadien vor. Deformierte Kerne sind ebenfalls häufig, und es ist denkbar, daß es sich beim Bananenkern um eine besonders stark deformierte Kernform handelt.

Falls die Granula der zentralen Chromatininsel nur in einem lockeren Verband angeordnet sind, wird eine hellere, homogen angefärbte Grundsubstanz, also eine Art Matrix, sichtbar. Einzelne Granula können agglomerieren, wobei es zu unregelmäßig gefärbten Kernen kommt. Meist nimmt das Zentralchromatin Kernform an, d. h. im Bananenkern ist es länglich, im Kugeln kern kugelförmig. Im Bananenkern wurden oft mehrere zu einem Bündel vereinigte Fibrillen beobachtet, die vom Zentralchromatin ausgehend zu einem peripheren Chromatinkörnchen ziehen (Abb. 8; Nr. 14). In dieses Fibrillenbündel können weitere Granula eingelagert sein.

Mitose

a) Kugeln kern

Häufig habe ich Kerne gefunden, in denen sich das Zentralchromatin ausgebreitet hat und als lockerer Granulahaufen das Kernbläschen praktisch völlig ausfüllt (Abb. 10A). Die peripheren Granula sind in diesem Stadium noch vorhanden. Ein Zentralkorn ist keines mehr zu sehen. Falls es sich beim Zentralkorn um ein Karyosom handeln würde, müßte sich dieses ebenfalls in einer Teilungsphase befinden. Daß wir es hier mit frühen Teilungsphasen oder zumindest mit Vorbereitungsstadien zur Kernteilung zu tun haben, scheint auf Grund des Kernmusters später Stadien wahrscheinlich. Abb. 10B stellt ein späteres Stadium dar. Die Granula beginnen sich zu ordnen und man bekommt den Eindruck, als ob sie sich an einem fädigen Netzwerk aufreihen würden. Schließlich entsteht eine Art Fadenknäuel (Abb. 10C). Ob der Faden kontinuierlich verläuft oder unterbrochen ist, konnte nicht festgestellt werden. Am verschlungenen Faden sind die einzelnen Granula (verdickte Stellen) noch deutlich erkennbar. Das Fadenknäuel setzt am einzigen verbliebenen peripheren Korn an. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Stadien um frühe Prophasen.

b) Bananenkern

Das Fadenknäuelstadium existiert auch beim Bananenkern (Abb. 10D). Hier hatte ich jedoch den Eindruck, daß sich der Faden aus mehreren kürzeren Bruch-

stücken (Chromosomen?) zusammensetzt. An den beiden Enden eines jeden Teilstücks befindet sich ein kugelförmiges, deutlich abgehobenes Granulum. In der Anaphase sind zwei dichte aneinandergerückte Chromosomenbündel zu erkennen. Dazwischen liegt ein dunkel gefärbtes, rundliches Gebilde, das wir nicht deuten können (Abb. 10 E, F). Es scheinen weder eine Teilungsspindel noch ein Zentrosom vorhanden zu sein. Eigentliche Teilungen auch amitotischer Natur wurden nie beobachtet.

Bei *E. pellucida* beschrieb HENDERSON (1941) ein Stadium, welches der Spiralfigur des Kugelkerns in *E. iusta* gleicht. Er nimmt ebenfalls an, daß es sich um eine frühe Prophase handelt. Trotz dieser Übereinstimmung sind die morphologischen Charakteristika (Chromatinverteilung im Kern) des Trophozoiten beider Arten anders geartet, so daß sie als verschiedene Species aufgefaßt werden müssen. Eine auffallende Ähnlichkeit besteht auch zu *E. beaumonti*. Leider sind bei dieser Art keine Teilungsphasen bekannt. *E. beaumonti* besitzt auch nur einen Kerntyp (Kugelkern).

In Vertretern der Gattung *Cubitermes* habe ich Amöben gefunden, die der eben beschriebenen Art sehr ähnlich sind. Auf Grund der geringen morphologischen Unterschiede läßt sich nicht entscheiden, ob wir es mit getrennten Arten zu tun haben. Es handelt sich um zwei charakteristische Typen, von denen der eine nur in Cubitermesarten aus den Savannenzonen, der andere ausschließlich in Urwaldformen vorkommt (vgl. Liste der Wirte von *E. iusta*).

Savannentyp (Abb. 9 F). Deutlichere Trennung von Ekto- und Endoplasma. Oft mehrere Pseudopodien. Endoplasma opak. Viele Vakuolen, die mit Bakterien angefüllt sind. Kern immer kugelig. Dickere Kernmembran. Zentralchromatin unregelmäßig. Oft treten an Gerüstfäden angeklebte Granula in die Intermediärzone aus. Periphere Chromatinkörner sehr klein (1—3).

Urwaldtyp (Abb. 9 B, E). Ekto-Endoplasmadifferenzierung stärker betont. Aktive Pseudopodienbildung. Ektoplasma kann ringförmig die Amöbe umschließen. Relativ große Nahrungsvakuolen. Einschlüsse: Humus, Holzsplitterchen, Bakterien. Kern hebt sich immer sehr gut vom Plasma ab. Kräftige Kernmembran, hervorgerufen durch eng aneinanderliegende, winzige periphere Chromatinkörnchen (Abb. 9 E). Viele Radiärfäden.

Endamoeba dabouensis n. sp.

(Abb. 11 A)

Typuswirt: *Cubitermes subcrenulatus* SILVESTRI
(Savanne von Dabou)

Diagnose: Körperform variabel, 29—66,7 μm (51 μm) lang; 13,4—58 μm (43 μm) breit. Meist länglich elliptisch, ebenfalls nierenförmig oder birnenförmig. Pseudopodien in Form mehrerer breiter, stumpfer Ausstülpungen. Endoplasma mit vielen unterschiedlich großen Nahrungsvakuolen. Ekto- und Endoplasma deutlich getrennt. Ektoplasma hell, alveolär, meist als dünner Saum die ganze Amöbe umfassend. Inhalt der Vakuolen: sehr viele Bakterien, Humus, feine Holzsplitterchen. Diese Einschlüsse verleihen dem Tier ein gesprenkeltes Aussehen. Auch größere

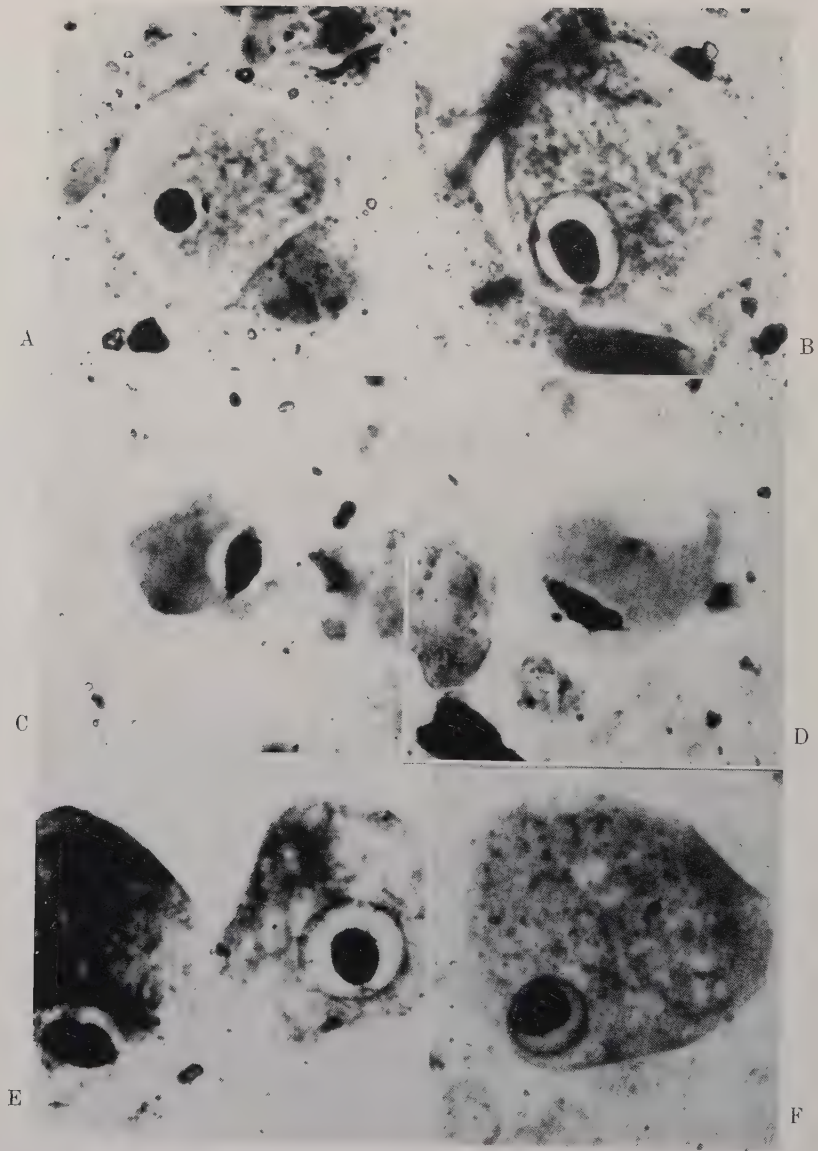


Abb. 9. Kerntypen von *Endamoeba iusta* n. sp.

A = Kugelkern; C/D = Bananenkern; B/E = Urwaldtyp; F = Savannentyp. Vergrößerung ca. 1220 $\times$. Fix.: Osmiumsäure n. BENDA. Färb. HEIDENHAIN.

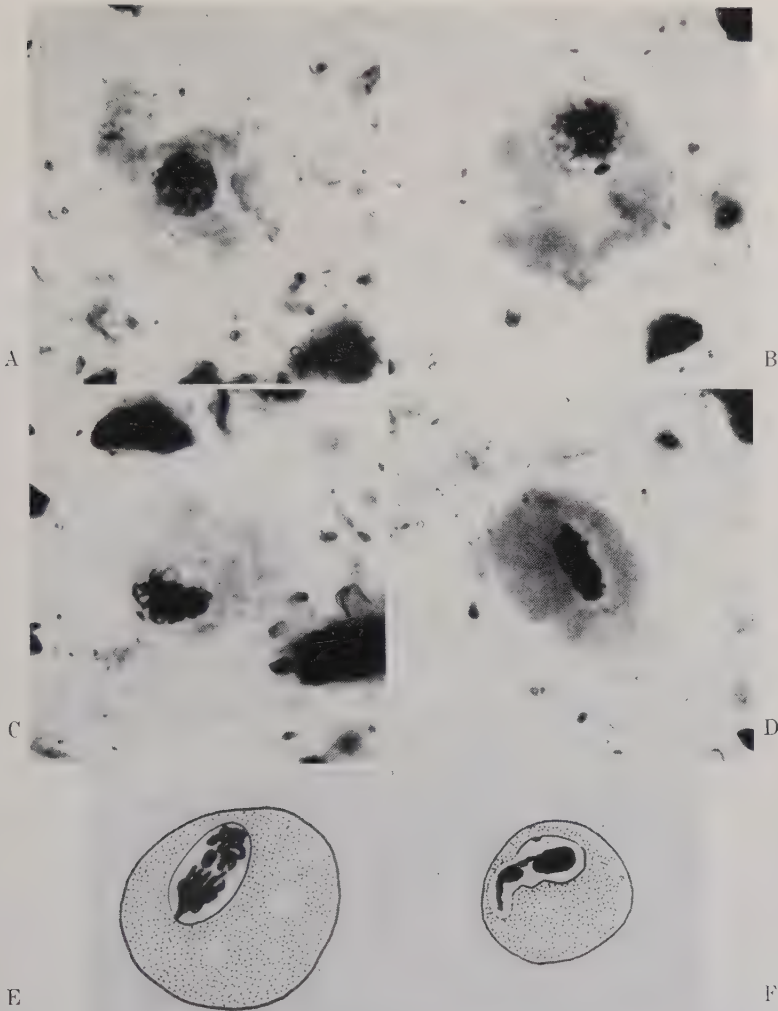


Abb. 10. Teilungskerne von *Endamoeba iusta* n. sp. Vergrößerung ca. 1120 $\times$.

Holzfragmente werden phagozytiert. Kern elliptisch, 6,8—17,1 μm (12 μm) lang; 5—13 μm (19 μm) breit. Selten deformiert. Kernmembran ziemlich dick. Zentralchromatin nimmt ca. die Hälfte des Kernbläschens ein. Liegt manchmal einseitig der Membran an. Granula zu dicht beieinanderliegenden Schollen zusammengeschlossen. Zwischen den Schollen oft kleinere, stärker angefarbte Körnchen. Feines Retikulum im intermediären Raum. In den Vernetzungsstellen des Retikulums kleben winzige Chromatinkörnchen. Diese färben sich immer weniger stark an als die Granula des Zentralchromatins. Peripheres Chromatin: dünne, unregelmäßige Schicht von kleinen, verpappten Körnchen (nie zusammenhängender Ring wie bei Vertretern der Gattung *Entamoeba*).

Im Stadium der frühen Prophase brechen die Schollen auseinander. Die granuläre Struktur des Zentralchromatins tritt deutlicher hervor (Abb. 12B). Die Kernmembran hat an Dicke eingebüßt. Immer noch ist ein Kerngerüst mit Gerüstchromatin zu erkennen. In einem späteren Stadium treten kurz ineinander verschlungene Chromosomen auf. Ihre Zahl beträgt 12 bis 14. Das Knäuel füllt beinahe den ganzen zur Verfügung stehenden Kernraum aus. Das Retikulum und die blassen in den Knotenpunkten sitzenden Körnchen sind ebenfalls noch vorhanden (Abb. 12C).

Endamoeba ophiotermitis n. sp.

(Abb. 11 B)

Typuswirt: *Ophietermes grandilabius* EMERSON
(Urwald von Banco)

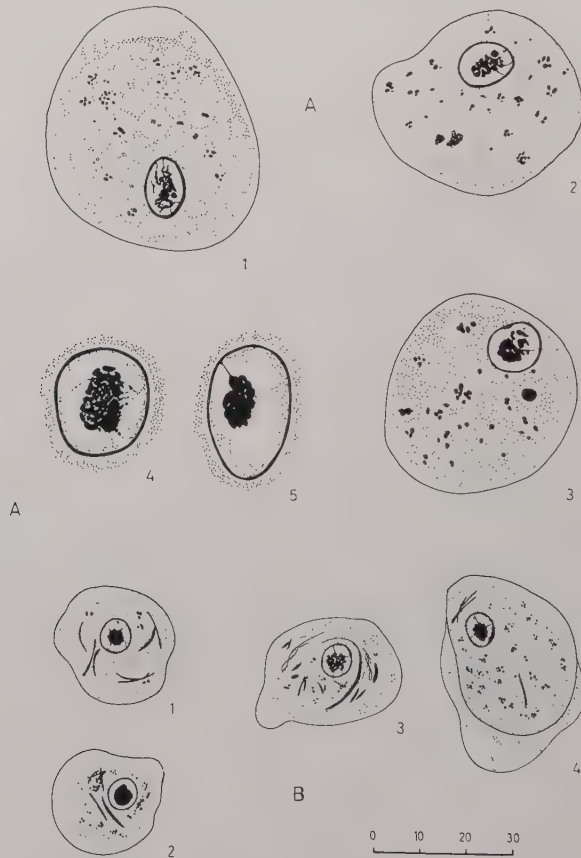


Abb. 11

A = *Endamoeba dabouensis* n. sp.; B = *Endamoeba ophiotermitis* n. sp. Vergrößerung ca. 600 $\times$.
A 4, 5, ca. 1200 $\times$.

Diagnose: Zellkörper mehr oder weniger abgekugelt. $20,9\text{--}37\text{ }\mu\text{m}$ ($27,8\text{ }\mu\text{m}$) lang; $17,5$ bis $33,4\text{ }\mu\text{m}$ ($23,8\text{ }\mu\text{m}$) breit. Ektoplasma meist deutlich abgetrennt. Kurze Ausstülpungen als Pseudopodien. Endoplasma stark vakuolisiert; enthält viele stäbchenförmige Mikroorganismen. In den Vakuolen wenig Humus. Kern kugelförmig. Durchmesser $5,8\text{--}7,7\text{ }\mu\text{m}$ ($6,8\text{ }\mu\text{m}$). Selten deformiert. Membran deutlich abgehoben. Umriß des Zentralchromatins mit einer Brombeere vergleichbar. Peripheres Chromatin entweder ein Ring kleiner Körnchen oder vereinzelte, abgeplattete, größere Körner wie bei *E. iusta*. Teilungskerne wurden keine beobachtet.

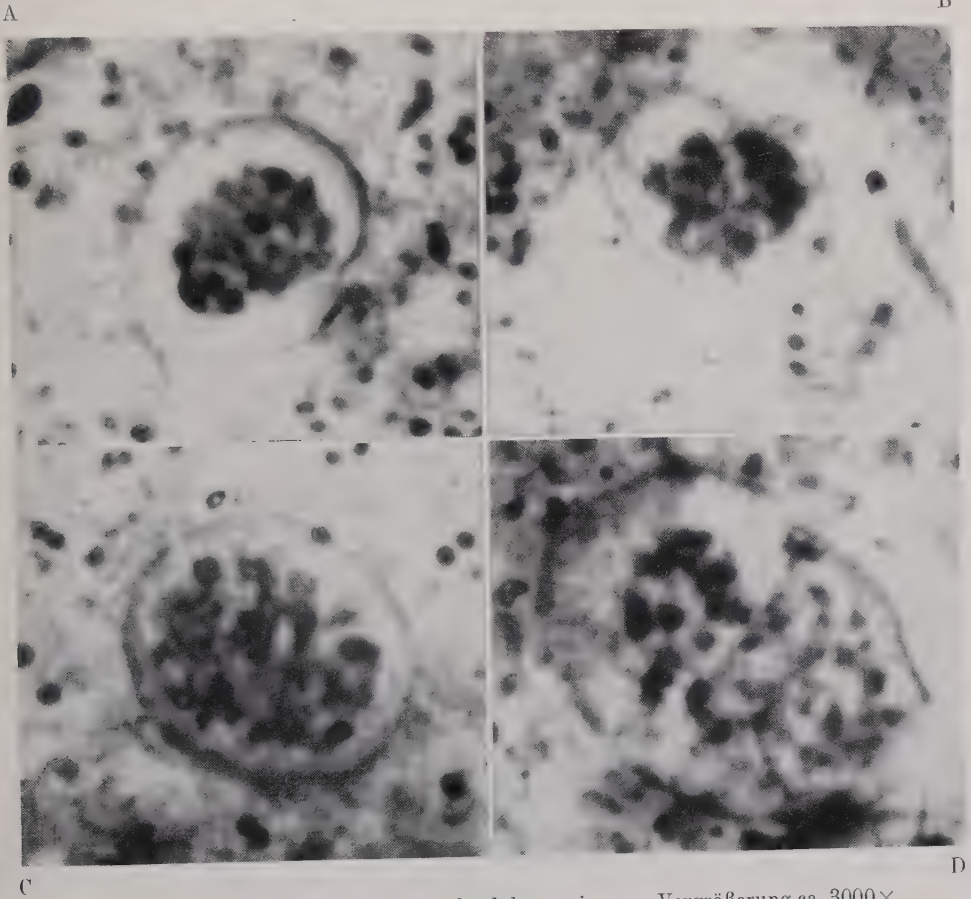


Abb. 12. Teilungskerne von *Endamoeba dabouensis* n. sp. Vergrößerung ca. $3000\times$.

Endamoeba perforata n. sp.

(Abb. 13A)

Typuswirt: *Basidentitermes mactus* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Zusätzliche Wirte: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
(Urwald von Banco)
Allognathotermes hypogeus SILVESTRI
(Presqu'île)
Cubitermes subcrenulatus SILVESTRI
(Savanne von Dabou)

Diagnose: 12,5—29,3 μm (16,2 μm) lang; 10,8—28,3 μm (15,2 μm) breit. Zellkörper regelmäßig abgerundet. Keine Trennung von Ekto- und Endoplasma. Das Endoplasma ist granulär und enthält nur wenige größere Vakuolen mit Humus oder kleinen Holzsplitterchen. Kern kugelförmig oder oval. Durchmesser: 2,4—7 μm (5,9 μm). Dicht gelagerte Granula im Zentralchromatin. Peripheres Chromatin kann fehlen oder als unregelmäßiger Ring unterschiedlich großer Körner ausgebildet sein (Abb. 13 A; Nr. 4). Auch abgeplattete Granula kommen vor. Vereinzelte Radiärfäden.

Endamoeba minuta n. sp.

(Abb. 13 B)

Typuswirt: *Mimeutermes giffardi* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: Zellkörper meist oval; wenn stark mit Holzsplitter gefüllt auch unregelmäßiger Umriß. 15—35,1 μm (23,5 μm) lang; 15—31 μm (20,8 μm) breit. Ekto- und Endoplasma klar getrennt. Ektoplasma faserig, stark transparent. Pseudopodien in Form kurzer, fingerartiger Ausstülpungen (Abb. 13 B; Nr. 1). Endoplasma alveolär, meist dicht mit Holzfragmenten voll-

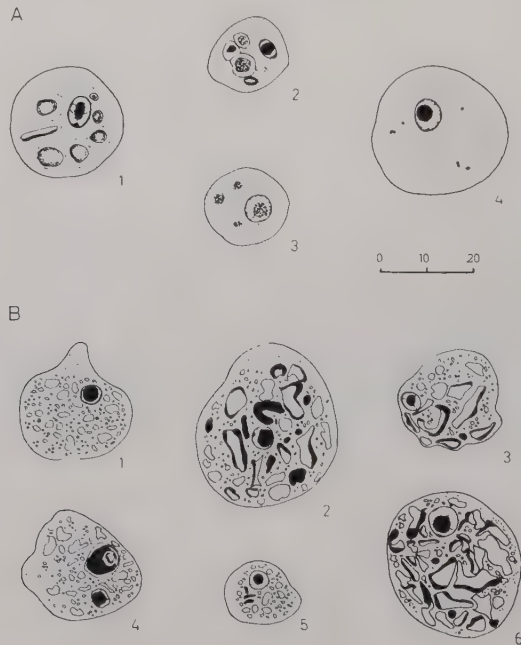


Abb. 13

A = *Endamoeba perforata* n. sp.; B = *Endamoeba minuta* n. sp. Vergrößerung 600 $\times$.

gepfropft. Nur selten Vakuolen. Kern auffallend klein, kugelig. Durchmesser: $2-4,2\ \mu\text{m}$ ($3,7\ \mu\text{m}$). Deutlich abgehobene Kernmembran. Zentrales Chromatin ausgedehnt; sehr dicht granuliert; füllt bisweilen das Kernbläschen fast aus (Abb. 13 B; N. 1, 2 u. 4). Peripheres Chromatin kann fehlen; wenn vorhanden, dann als kleine, abgeplattete Granula (1-2). Vereinzelte Radialfilamente.

Endamoeba thoracotermis. n. sp.

(Abb. 14)

Typuswirt: *Thoracotermes macrothorax* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Diagnose: Körpergestalt variabel. $20,9-66\ \mu\text{m}$ ($49\ \mu\text{m}$) lang; $15-62,5\ \mu\text{m}$ ($36\ \mu\text{m}$) breit. Intensive Pseudopodienbildung. Ekto- und Endoplasma immer deutlich getrennt. Pseudopodien fingerartig oder breitlappig. Ektoplasma fein granulär oder faserig. Hebt sich wegen seiner größeren Transparenz gut vom gelblich-braunen Endoplasma ab. Kann ringförmig die ganze Amöbe umfassen. Viele kleinere Vakuolen im Endoplasma. Inhalt: Humus und kleine Holzsplitter. Auch kugelige Bakterien werden in beträchtlicher Menge aufgenommen. Dadurch erhält das Tier ein charakteristisches, getüpfeltes Aussehen. Kugelförmiger Kern häufig peripher gelagert; meist deformiert. Kernmembran unterschiedlich dick, nicht immer klar zu erkennen, da von Nahrungspartikelchen überdeckt. Zentrale Chromatininsel oft homogen; Umriß, verglichen mit *E. iusta* (Abb. 8), weniger regelmäßig. Kann bis vier Fünftel des Kernraumes ausfüllen (Abb. 14; Nr. 4). Bei etwas weniger dichten Kernen lassen sich längliche, in verschlungenen Reihen angeordnete Granula erkennen. Eine Matrix konnte nie beobachtet werden. Das Zentralchromatin liegt manchmal einseitig der Kernmembran an. Periphere Chromatingranula unterschiedlich groß (1-5); können auch fehlen; in vielen Fällen homogen angefärbt. Häufig kleben sie an einem quer verlaufenden Gerüstfaden (Abb. 14; Nr. 5). Vereinzelte Radialfilamente. In gut differenzierten Präparaten ist ein von einem hellen Hof umgebenes Zentralgranulum sichtbar. Kernmasse: $8,3-20,9\ \mu\text{m}$ ($12\ \mu\text{m}$).

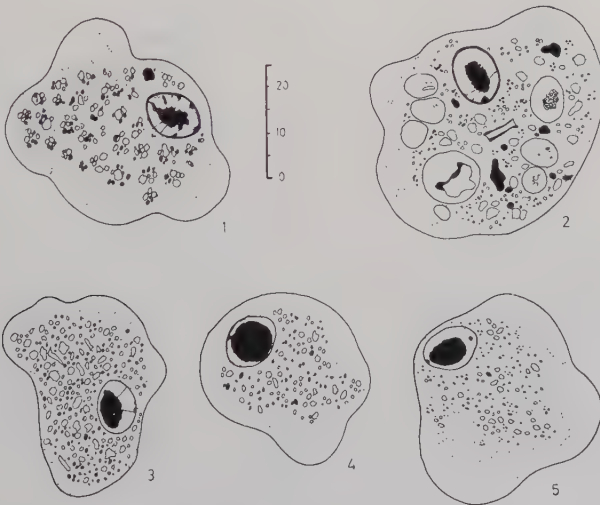


Abb. 14. *Endamoeba thoracotermis* n. sp. Vergrößerung ca. $600\times$.

Mitose

Zuerst ist die Kernmembran noch deutlich sichtbar. Ebenfalls die peripheren Chromatinkörner. Das Zentralchromatin beginnt sich zu ordnen und ein Auflockerungsprozeß setzt ein (Abb. 15 A). Später wird die Membran dünner. Das Inselechromatin bildet Fäden. Kürzere Teilstücke sind bereits verschmolzen. Nur noch ein schwach angefärbtes peripheres Chromatinkorn ist vorhanden. Dieses steht in Verbindung mit einem dichten Chromatinkomplex, der wie das Inselechromatin des Interphasenkerns strukturiert ist und von welchem die oben beschriebenen Fäden ausgehen (Abb. 15 B). In einem weiteren Schritt wird die Kernmembran noch mehr zurückgebildet, und das periphere Chromatin verschwindet ganz. An gewissen Stellen im Fadenknäuel ist bereits eine Verdoppelung des Fadens zu erkennen.

Ob der Faden wirklich aus einem Stück besteht, konnte nicht abgeklärt werden (Abb. 15 C). Schließlich hat sich die Membran völlig aufgelöst. Das Fadenknäuel ist

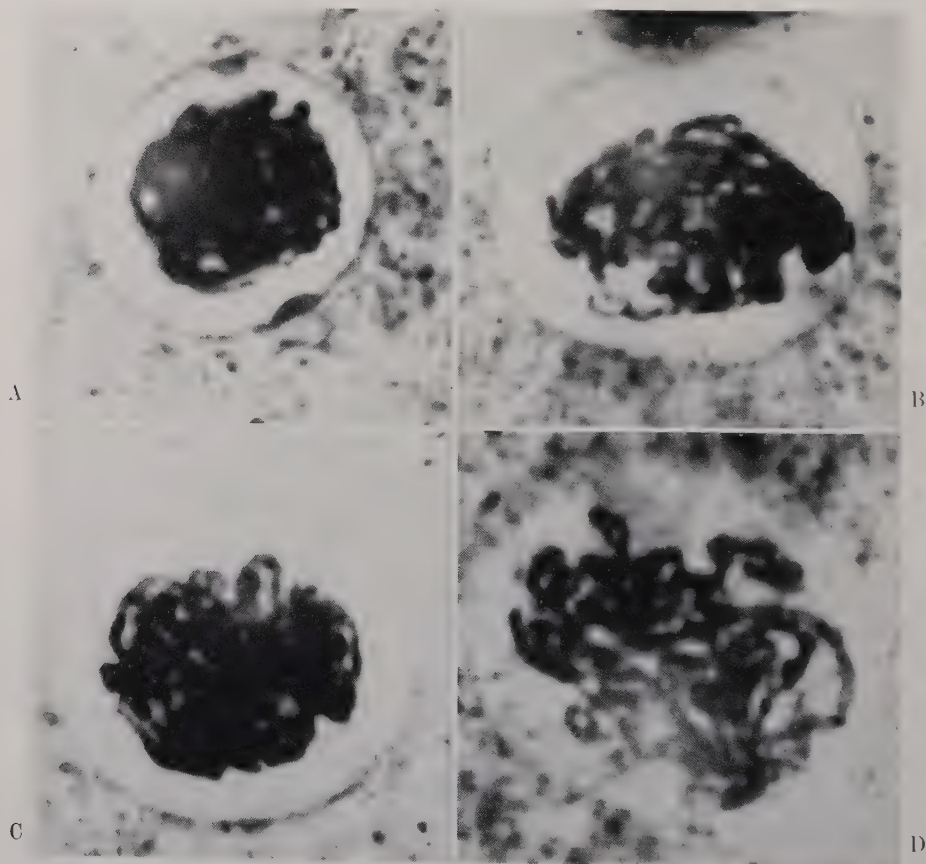


Abb. 15. Teilungskerne von *Endamoeba thoracotermis* n. sp. Vergrößerung ca. 2250 $\times$.

in dieser Phase eindeutig doppelsträngig. Jeder Strang besteht aus winzigen Granula. Die Stränge verlaufen nicht immer parallel, sondern sind teilweise verdreht. Zwischen ihnen kann man oft größere Chromatinkörner beobachten (Abb. 15D).

Bei allen diesen Stadien dürfte es sich um Prophasen handeln. Andere Teilungsstadien waren nicht auffindbar. Wahrscheinlich laufen sie in so kurzer Zeit ab, daß, will man sie erfassen, ein umfangreicheres Material, als es uns zur Verfügung stand, durchgesehen werden muß.

Endamoeba disparata Kirby

(Abb. 16A)

Typuswirt: *Mirotermes hispaniolae* BANKS
(Panama)

Zusätzliche Wirte: *Proculitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Urwald von Banco)
Termes hospes SJÖSTEDT
(C. S. R. S. Ebrié-Lagune)
Ophietermes grandilabius EMERSON
(Urwald von Banco)
Thoracotermes macrothorax SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)
Euchilotermes tensus SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Auf eine genaue Diagnose dieser Art wird hier verzichtet. Ich weise auf die Originalarbeit von KIRBY (1927) hin. Unsere eigenen Befunde stimmen weitgehend mit denjenigen KIRBYS überein. Einzig wäre zu erwähnen, daß wir verhältnismäßig mehr Spindelkerne fanden als Kugelkerne.

Endamoeba disparata besitzt wie *E. iusta* zwei Kerntypen: einen Kugelkern und einen Spindelkern. Die Größenverhältnisse von Kern und Trophozoit liegen innerhalb der von KIRBY angegebenen Variationsbreite. Ektoplasma und Endoplasma sind unterscheidbar. Das Ektoplasma ist wabig und bildet breite lappige, oder kurze plumpe Pseudopodien. Diese können über die gesamte Zelloberfläche verteilt sein. Im Gegensatz zu KIRBY beobachteten wir im Endoplasma, welches eine grob granuläre Struktur besitzt, viele mit Nahrungspartikelchen angefüllte Vakuolen. Dies gilt besonders für Amöben mit Spindelkern. Der Kugelkern ist oft deformiert. Trotz seiner dünnen Membran hebt er sich deutlich ab. Peripher liegen wenige, jedoch oft große Chromatinkörner. Abb. 16A 4 zeigt einen Kern, in dem der periphere Chromatinbrocken nicht direkt der Kernmembran anliegt, sondern mit dieser über viele Fibrillen in Berührung steht. Diese Resultate stehen im Gegensatz zu den Angaben KIRBYS, der 2—7 periphere Granula, die er Nukleolen nennt, beschreibt. Das Zentralchromatin ist ausgedehnt, füllt bis zu $\frac{4}{5}$ des Kernraumes aus und enthält ein größeres, von einem Hof umgebenes Zentralkorn. Kerne, in denen das Chromatin in spiralig

gewundenen Fäden angeordnet ist (KIRBY 1927), wurden keine gefunden. Das periphere Chromatin des Spindeldkerns setzt sich aus einer warzenähnlich vorstehenden Protuberanz am einen Pol und eventuell einem kleineren Granulum am anderen Pol zusammen. Entgegen den Angaben KIRBYs habe ich neben diesen auch weitere, kleinere der Kernmembran anliegende Körnchen beobachtet.

Endamoeba lutea Henderson

(Abb. 16 B)

Typuswirt: *Cubitermes* sp. EMERSON
(Kenya)



Abb. 16

A = *Endamoeba disparata* KIRBY (A 4: Kern); B = *Endamoeba lutea* HENDERSON (Kerndetails).
Vergrößerung ca. 600 $\times$, Kerndetails ca. 1200 $\times$.

Zusätzliche Wirte: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT
 (Urwald von Banco)
Thoracotermes macrothorax SJÖSTEDT
 (Urwald von Banco)
Noditermes curvatus SILVESTRI
 (Savanne von Kokondekro)
Cubitermes subcrenulatus SILVESTRI
 (Savanne von Dabou)

Eine genaue Beschreibung dieser Form findet sich bei HENDERSON (1941).

Das Plasma ist nur an wenigen Stellen wahrnehmbar, da das ganze Tier zum Platzen mit Holzsplitterchen vollgepackt ist. In abgerundeten Formen kann ein schmaler Ektoplasmasaum ausgebildet sein. Besonders die in *Cubitermes* lebenden Vertreter dieser Art phagozytieren erstaunlich große Holzfragmente. Die Amöben aus *Noditermes* enthalten kleinere Holzsplitterchen. Auch Pflanzensporen werden aufgenommen. Die Holzteilchen können so dicht gepackt sein, daß die ganze Amöbe dunkelbraun gefärbt ist. Das Plasma ist grob granulär. Die Kernstruktur entspricht genau den Angaben HENDERSONS. Auch die Größenverhältnisse liegen bei der von uns gefundenen Art innerhalb der Extremwerte, wie sie in der Erstbeschreibung aufgeführt sind.

Endamoeba solitaria n. sp.

(Abb. 17A)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
 (Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Thoracotermes macrothorax* SJÖSTEDT
 (Urwald von Banco)

Diagnose: Zellkörper leicht oval oder abgekugelt. $37,7\text{--}51,7\text{ }\mu\text{m}$ ($49\text{ }\mu\text{m}$) lang; 28 bis $42\text{ }\mu\text{m}$ ($38\text{ }\mu\text{m}$) breit. Mäßiger Ektoplasmasaum, kaum wahrnehmbare, stumpfe Pseudopodien. Im Endoplasma viele deutlich abgegrenzte Nahrungsvakuolen; Inhalt: Humus und Bakterien; Holzfragmente sind selten. Kern kugelig bis oval; $9,1\text{--}11,3\text{ }\mu\text{m}$ ($10,6\text{ }\mu\text{m}$). Feine, aber gut erkennbare Kernmembran. Zentralchromatin diffuser verteilt als bei *E. iusta*. Bei gut differenzierten Exemplaren ist ein Filz von dicht verwobenen Gerüstfäden zu erkennen.

E. solitaria ist eine seltene Amöbe, die im Darm ihrer Wirte immer nur in wenigen Exemplaren nachgewiesen werden konnte. Einzelne Tiere hatten so viele Nahrungsvakuolen ausgebildet, daß vom Plasma nur noch schmale Brücken übrigblieben. Im Gegensatz zu *E. iusta* hatte ich beim Analysieren des Kerns dieser Art den Eindruck, daß die Granula des Zentralchromatins sich an ein Netz von Gerüstfäden anlagern und nicht in eine Matrix eingebettet sind.

Endamoeba macrotermitis n. sp.

(Abb. 17 B)

Typuswirt: *Bellicositermes natalensis* HAVILAND
(Savanne von Dabou)

Zusätzlicher Wirt: *Macrotermes ivoriensis* GRASSÉ & NOIROT

Diagnose: Kugelförmig oder länglich; 17,5–54,2 μm (25,5 μm) lang; 14,2–39,4 μm (17,3 μm) breit. Pseudopodien wurden nur bei einem extrem großen Exemplar festgestellt. Keine Trennung von Ekto- und Endoplasma. Im Endoplasma Vakuolen mit wenig Humus. In einem Fall (Abb. 17 B, 4) fand ich ein Exemplar, welches feine Holzsplitterchen enthielt. Kern kugelförmig; Durchmesser: 6–9,6 μm (7,8 μm). Oft deformiert. Kernmembran hebt sich deutlich ab. Zentrale Chromatininsel homogen. In der Intermediärzone Agglomeration feinsten Granula oder vereinzelte größere Körner. Diese färben sich, im Gegensatz zu den Granula des Zentralchromatins, weniger intensiv an. Keine peripheren Chromatinkörner. Kernmembran manchmal partiell verdickt (Abb. 17 B; Nr. 2 u. 4).

E. macrotermitis ist die einzige bisher in Termiten der Unterfamilie *Macrotermitinae* nachgewiesene Amöbe. GRASSÉ (1945) weist in seiner Arbeit über die Biolo-

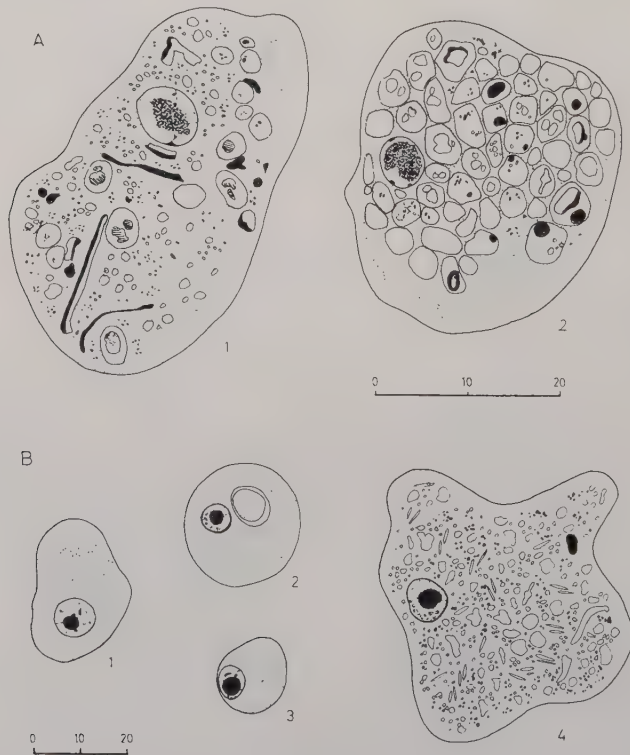


Abb. 17

A = *Endamoeba solitaris* n. sp.; B = *Endamoeba macrotermitis* n. sp.

Vergrößerung A = ca. 1200 $\times$, B = ca. 600 $\times$.

gie der pilzzüchtenden Termiten auf eine kleine Amöbe im Darm von *Bellicositermes* hin. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um die hier beschriebene Art.

Endamoeba gigantea n. sp.

(Abb. 18A)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: Zellkörper vielgestaltig; $79,2\text{--}150\text{ }\mu\text{m}$ ($122\text{ }\mu\text{m}$) lang; $38\text{--}108\text{ }\mu\text{m}$ ($91\text{ }\mu\text{m}$) breit. Selten stumpfe, kleine Pseudopodien. Keine Ekto-Endoplasmadifferenzierung. Plasma dicht mit meist kleinen Holzfragmenten durchsetzt. Nahrungsvakuolen wurden keine beobachtet. Kern elliptisch; $12\times 21\text{ }\mu\text{m}$ — $14\times 25,5\text{ }\mu\text{m}$ ($15\times 20\text{ }\mu\text{m}$). Anordnung des Chromatins bei allen untersuchten Individuen auffällig konstant. Dünne, sich gut abhebende Kernmembran. An einem Kernpol liegt ein großes, stark basophiles, halbkugelförmiges Korn (Karyosom?). Es ist von einer chromatinfreien Zone umgeben. Der übrige Kernraum wird von kleinen, eng beisammenliegenden Granula ausgefüllt. Nur vereinzelt treten unregelmäßig verteilte, chromatinfreie Zonen auf.

Bei dieser Art handelt es sich um die größte je in Termiten gefundene Amöbe.

Endamoeba lusca n. sp.

(Abb. 18B)

Typuswirt: *Ophiotermes grandilabius* EMERSON
(Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Proculitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Urwald von Banco)

Diagnose: Zelleib meist oval; $92\text{--}130\text{ }\mu\text{m}$ ($115\text{ }\mu\text{m}$) lang; $73\text{--}92\text{ }\mu\text{m}$ ($86\text{ }\mu\text{m}$) breit. Ektoplasma hell und faserig. Gesamtes Endoplasma von großen Holzsplittern durchsetzt. Nahrungsvakuolen wurden keine beobachtet. Kern leicht oval; $10,8\times 12,5\text{ }\mu\text{m}$ — $17,5\times 25,8\text{ }\mu\text{m}$ ($15,6\times 20\text{ }\mu\text{m}$). Kernmembran hebt sich gut vom Plasma ab. Das gesamte Kernbläschen ist von Chromatingranula durchsetzt. Im Zentrum ein großes, ovals, karyosomähnliches Korn, welches von einem schmalen, hellen Hof eingefasst wird. Chromatingranula unterschiedlich groß. Die größeren breiten sich von einer zentralen Zone um das Karyosom herum aus, die kleineren sind eher randständig.

Endamoeba lusca gehört ebenfalls zu den besonders großen, xylophagen Amöben. In einem gut differenzierten Kern beobachtete ich zwischen dem Karyosom und der Kernmembran mehrere kreisförmig angeordnete Gruppen agglomerierter Granula. Jeder Gruppe besteht aus 5 Einzelgranula. Eine Homologie mit den in *E. blattae* beschriebenen „Pseudochromosomen“ wäre denkbar.

Endamoeba cubitermitis n. sp.

(Abb. 19)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.
(Savanne von Dabou)

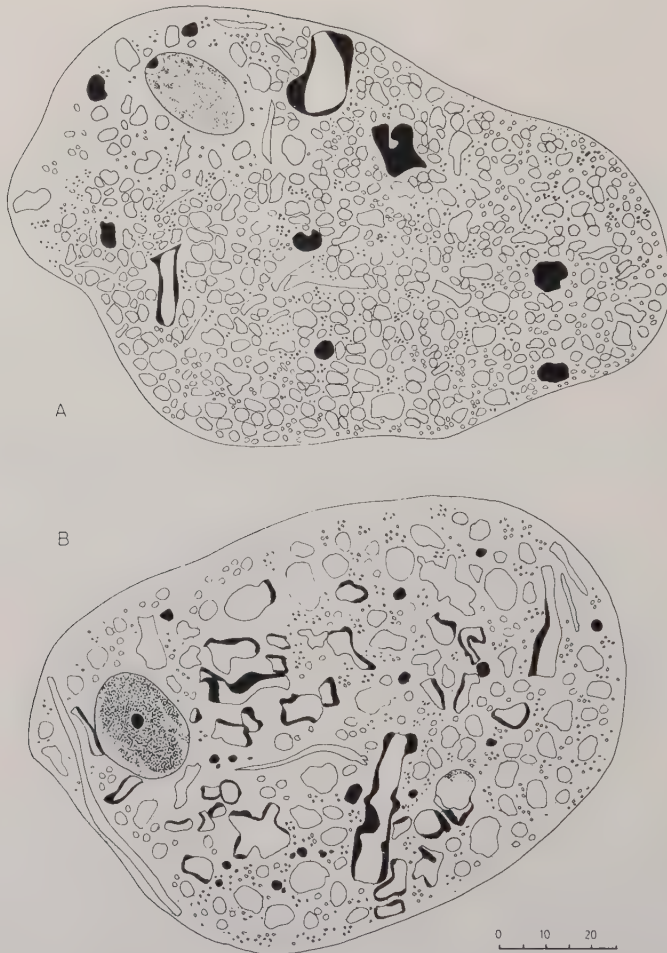


Abb. 18

A = *Endamoeba gigantea* n. sp.; B = *Endamoeba lusca* n. sp. Vergrößerung ca. 600 $\times$.

Zusätzlicher Wirt: *Cubitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé, Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Zellkörper abgerundet oder oval; 37,7–113,3 μm (85,5 μm) lang; 35–93,6 μm (73,5 μm) breit. Ekto- und Endoplasma getrennt. Ektoplasma alveolär. Endoplasma grob granulär, enthält Holzpartikel, Pflanzensporen und Humus. Große Nahrungsvakuolen. Kern kugelförmig. Durchmesser: 8,3–17,5 μm (15,2 μm). Zentral auffällige, große Agglomeration stark basophiler Granula; von einer chromatinfreien, hellen Zone umgeben. Nahe dieser Agglomeration liegt ein nukleolusartiger Körper. Rest des Kernbläschens von weniger stark angefärbten Granula ausgefüllt.

Abb. 19; Nr. 4 stellt den Kern eines uns unbekannten Entwicklungsstadiums dar. Der augenscheinlich kleinere, nukleolusartige Körper ist mehr gegen die Peripherie hin verlagert. Die ursprüngliche, zentrale Agglomeration ist verschwunden. An ihrer Stelle tritt eine chromatinarme Zone, innerhalb welcher Fäden zu erkennen sind, an denen sich kleine Granula aufreihen.

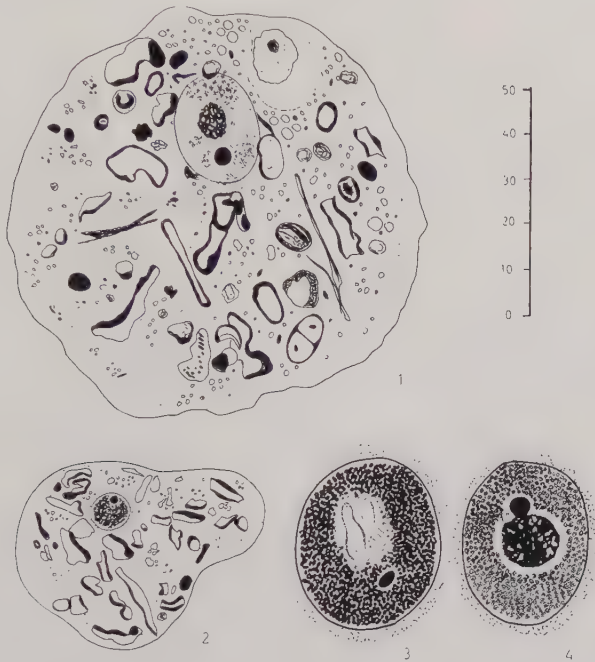


Abb. 19. *Endamoeba cubitermitis* n. sp. Vergrößerung ca. 600 $\times$, Kerndetails ca. 1200 $\times$.

Endamoeba undosa n. sp.

(Abb. 20A)

Typuswirt: *Basidentitermes mactus* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Mimeuterme giffardi* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: Körperform oval oder langgestreckt. 16,5—47,7 μm (33 μm) lang; 15 bis 30,5 μm (26,8 μm) breit. Viele kleine, wellenförmig über die Körperoberfläche ziehende Pseudopodien können ausgestülpt werden. Endoplasma fein granulär mit großen, Holzsplitter enthaltenden Vakuolen. Im Verhältnis zur Körpergröße dieser Art werden sehr große Holzfragmente einverleibt. Kern schwach elliptisch; Hauptachse 5,2–8,3 μm (6 μm). Das Kernbläschen wird in allen Richtungen von Gerüstfäden durchzogen, auf welchen einzelne oder zusammengepappte Chromatinkörner verteilt sind. Peripheres Chromatin meist als zwei sich gegenüberliegende, halbmondförmige Chromatinanhäufungen.

Endamoeba magnipes n. sp.

(Abb. 20C)

Typuswirt: *Procubitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Polymorph. 59—108 μm (81,5 μm) lang; 43,6—83,4 μm (50 μm) breit. Sehr auffällige Pseudopodien, die als mächtige Halbkugeln vorstehen können. Ektoplasma bildet breite Lippen. Es ist alveolär und in typischer Art und Weise radial gestreift. Endoplasma grob granulär. Unterschiedlich große Nahrungsvakuolen enthalten Holzfragmente und Humuspartikelchen, aber auch Bakterien. Kern elliptisch; 8,6 $\times$ 10,9 μm —14,2 $\times$ 20,9 μm (13,5 $\times$ 19 μm). Stark deformierte Kerne kommen vor. Kernmembran fein. Zentralchromatin locker granuliert, mit regelmäßigem Umriß; enthält ein Zentralgranulum mit Hof. Peripher eine schmale Schicht winziger, schwach angefärbter Körnchen. Meist ein großes, abgeplattetes, peripheres Chromatinkorn. Im Intermediärraum nur selten wenige Granula. Viele Radialfilamente.

Endamoeba globosa n. sp.

(Abb. 20B)

Typuswirt: *Cubitermes subcrenulatus* SILVESTRI

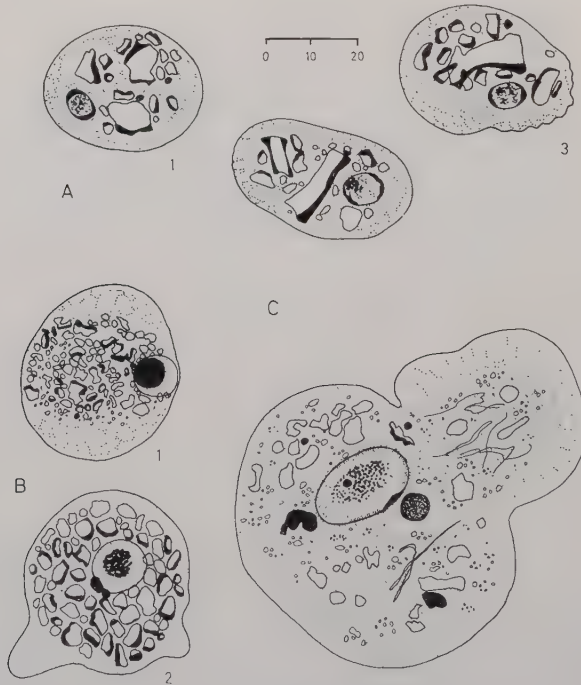


Abb. 20

A = *Endamoeba undosa* n. sp.; B = *Endamoeba globosa* n. sp.; C = *Endamoeba magnipes* n. sp.
Vergrößerung ca. 600 $\times$.

Diagnose: Zellkörper immer abgekugelt; Durchmesser: $21-70\ \mu\text{m}$ ($36\ \mu\text{m}$). Häufig Pseudopodienbildung (breite Ektoplasmalippen oder fingerähnliche Ausstülpungen). Ektoplasma grob alveolär. Im Endoplasma Holzsplitterchen. Kern kugelförmig. Kernmembran nur schlecht zu erkennen, da meist von Holzfragmenten überlagert. Zentralchromatin besteht aus relativ großen Granula. Diese sind von Tier zu Tier verschieden dicht gelagert (etwas weniger dicht bei größeren Individuen). Granula länglich. Kein peripheres Chromatin. Viele Radialfilamente.

e) Gattung *Endolimax* KUENEN & SWELLENGREBEL

Charakteristisches Merkmal dieser Gattung ist der „Karyosomkern“. Dieser enthält ein großes, einheitliches oder polymorphes Karyosom. Im Gegensatz zur Gattung *Endamoeba* ist der Kern bei *Endolimax*-arten einfacher strukturiert. Periphere Granula und Radialfilamente kommen ebenfalls vor.

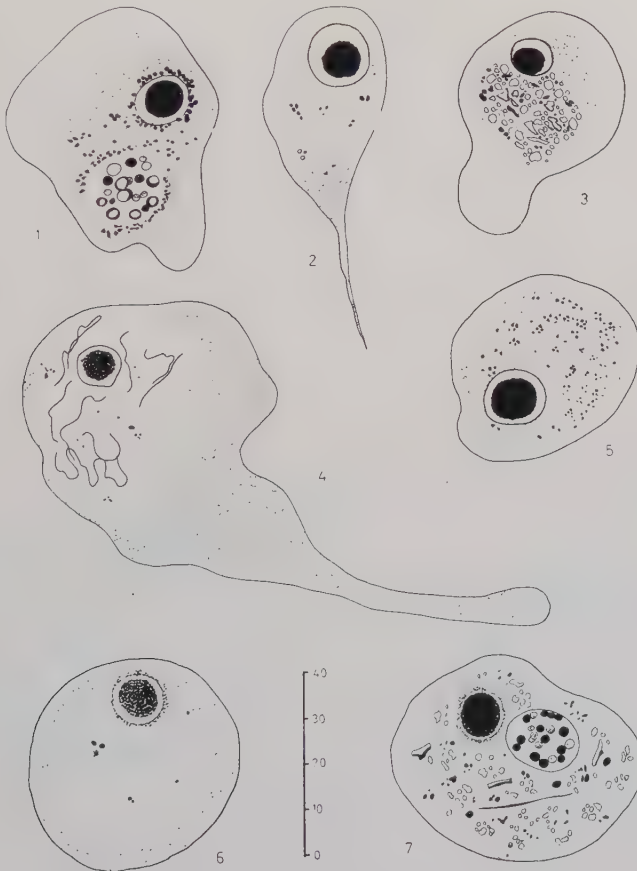


Abb. 21. *Endolimax goliath* n. sp. Vergrößerung ca. $600\times$.

Endolimax goliath n. sp.

(Abb. 21 u. 22)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Savanne von Dabou)

Zusätzliche Wirte: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT

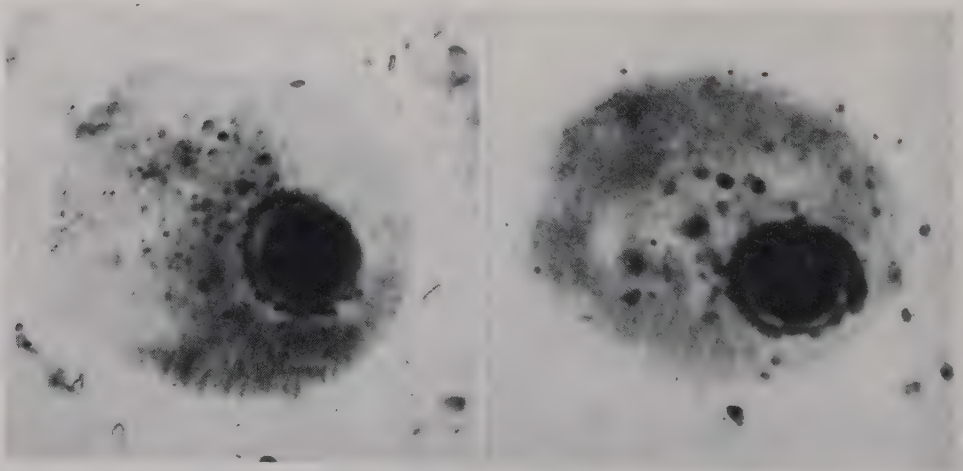
(Urwald von Banco)

Cubitermes sp.

(Savanne von Kokondekro, Urwald von Bouaflé)

Diagnose: Sehr variable Körpergestalt. 25,8—93 μm (49,5 μm) lang; 22,6—70,9 μm (31 μm) breit. Intensive Pseudopodienbildung. Diese sind oft fadenförmig ausgezogen (Abb. 21; Nr. 2). Betonte Ekto-Endoplasmadifferenzierung. Das Ektoplasma ist radiär gestreift oder wabig und kann einen großen Teil des Zellkörpers ausmachen (Abb. 21; Nr. 1). Form der Pseudopodien variiert von kurzen, bulbösen Ausstülpungen bis zu langen, rüsselartigen Fortsätzen (Abb. 21; Nr. 4). Endoplasma fein granulär von watteartigem Aussehen. Vereinzelte Nahrungsvakuolen; Inhalt: Bakterien und fadenförmige Gebilde unbekannter Natur. Vertreter aus Urwaldtermiten enthalten auch Humus (Endoplasma gelb getönt). Kern kugelförmig; Durchmesser: 6,7—18,3 μm (11 μm). Deformierte Kerne sind eiförmig. Großes, zentral oder exzentrisch gelegenes Karyosom. Kein peripheres Chromatin. Selten Radialfilamente.

Endolimax goliath ist unseres Wissens die größte bisher beschriebene Endolimax-Art. Charakteristisch ist auch die auffällige Konzentration von Bakterien in unmittelbarer Umgebung des Kerns (Abb. 22A u. B). Die Nahrungsauswahl scheint je nach Wirt zu variieren. Formen aus *Cubitermes fungifaber* enthalten besonders viele fädige Mikroorganismen und Humus. In den Formen aus Savannentermiten konnte nie Humus nachgewiesen werden.

Abb. 22. *Endolimax goliath* n. sp. Vergrößerung ca. 1450 $\times$.

Endolimax subtilis n. sp.

(Abb. 23 A)

Typuswirt: *Mimeuterme giffardi* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: Polymorph. $26,5 - 38,7 \mu\text{m}$ ($34 \mu\text{m}$) lang; $18,4 - 27,9 \mu\text{m}$ ($23 \mu\text{m}$) breit. Intensive Pseudopodienbildung. Ektoplasma faserig; kann die ganze Amöbe als Saum umgeben. Endoplasma vakuolisiert; enthält winzige Holzsplitterchen. Neben Humus werden auch Bakterien aufgenommen. Kern sehr klein, kugelförmig. Durchmesser: $2 - 4,5 \mu\text{m}$ ($3 \mu\text{m}$). Kleines, zentral gelegenes, polymorphes Karyosom. Peripherer Saum unterschiedlich großer Granula. Regelmäßig verteilte Radialfilamente.

Endolimax pseudonana n. sp.

(Abb. 23 B)

Typuswirt: *Proculitermes jöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Oval bis länglich. $16,7 - 29,3 \mu\text{m}$ ($24 \mu\text{m}$) lang; $12,5 - 25 \mu\text{m}$ ($18 \mu\text{m}$) breit. Ekto- und Endoplasma sind schwer zu unterscheiden. Ektoplasma glashell. Endoplasma gräulich getönt und fein alveolär. Einschlüsse (Bakterien) sind rar. Kern kugelförmig; Durchmesser: $5,5 - 6,4 \mu\text{m}$ ($6 \mu\text{m}$). Kernmembran dünn. Karyosom setzt sich aus kugeligen, größeren Teilstücken zusammen. Vereinzelte Fragmente liegen losgelöst in der Intermediärzone. Vereinzelte Radialfilamente.

Die Anordnung des Chromatins ist ähnlich der beim Menschen vorkommenden *E. nana*.

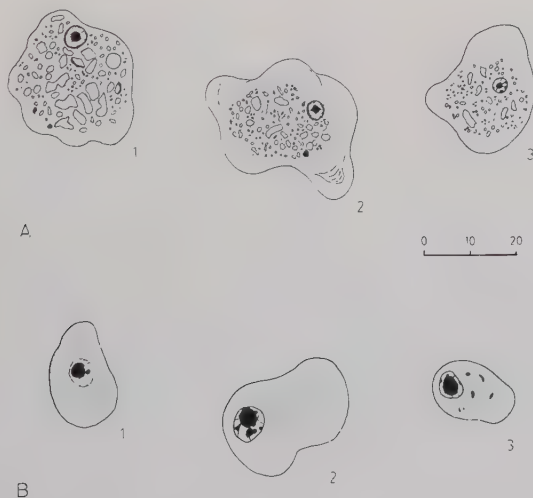


Abb. 23

A = *Endolimax subtilis* n. sp.; B = *Endolimax pseudonana* n. sp. Vergrößerung ca. $600\times$.

d) Hyperparasitismus

Es ist eine bekannte Tatsache, daß parasitische Protozoen selbst von Parasiten befallen sein können (DANGEARD 1859). Diese als Hyperparasitismus bezeichnete Erscheinung trafen wir vorwiegend bei Amöben. Flagellaten werden seltener befallen und Kernparasiten scheinen bei den hier beschriebenen Flagellatenarten ganz zu fehlen. Im Plasma parasitieren Pilze der Gattung *Sphaerita*, im Kern Vertreter der Sporozoengattung *Nucleophaga*. Der Befall mit *Nucleophaga* führt zu starker Vergrößerung des Kerns, mit welcher gleichzeitig eine Vergrößerung des ganzen Zellkörpers einhergeht, was auch für *Sphaerita*-Infektionen gilt. In menschlichen Darmamöben wurden ebenfalls *Sphaerita* beobachtet. *Nucleophaga* konnte nur bei einer Art, *Endolimax nana*, nachgewiesen werden. Durch den *Sphaerita*-Befall scheint der normale Lebensablauf wenigstens anfänglich nicht beeinträchtigt zu sein. Jedoch soll bei infizierten Tieren weder Zellteilung noch Enzystierung erfolgen. Ob es den Amöben gelingt, ihre Infektion wirkungsvoll abzuwehren, oder ob sie schließlich daran zugrunde gehen, wissen wir nicht. Die *Nucleophaga*-Infektion des Zellkerns führt zum Platzen des Kerns und damit zum Absterben des befallenden Individuums (Abb. 24D). *Nucleophaga* scheint weit verbreitet zu sein und kommt auch bei freilebenden Amöbenarten vor. Der befallene Kern ist mit Kernfarbstoffen gut färbbar und parasitierte Kerne wurden früher häufig als Stadien im Lebenszyklus der Amöbe angesehen. Der Zyklus von *Nucleophaga* ist bekannt (DANGEARD 1859). Das helle Plasma des Parasiten erscheint zuerst wie eine Vakuole im chromatinreichen Amöbenkern. Zentral erkennt man einen Zellkern. Es erfolgt intensive Kernvermehrung und schließlich füllt der Parasit den Zellkern der Amöbe völlig aus. Zu diesem Zeitpunkt setzt die Sporulation ein. Der Kern reißt auf und entläßt bewegliche, mit einer Flagelle versehene Zoosporen. Auch die Kopulation dieser Zoosporen konnte beobachtet werden (DOFLEIN 1907; CHATTON & BRODSKY 1909). Das im Abbau begriffene Chromatin ballt sich im Kernzentrum zusammen und ist von mehreren Sporenreihen umgeben (Abb. 24A). Diese füllen im Laufe der Entwicklung den Kern immer mehr nach innen aus. *Nucleophaga*-Befall wurde bei *Endamoeba blattae*, *E. disparata*, *E. majestas*, *E. beaumonti*, *E. simulans* und *Endolimax termitis* nachgewiesen. Die Infektionsrate ist immer klein und bei verschiedenen Wirtsindividuen unterschiedlich (*E. disparata*: 6—12 %).

SASSUCHIN (1928) beschrieb bei Ciliaten der Gattung *Nyctotherus* Infektionen mit *Sphaerita*. Diese treten vor allem durch große Sporangien im Endoplasma in Erscheinung (Abb. 24C). Die Sporen gliedern sich in eine halbmondförmige Chromatinzone und eine große, helle Vakuole. Sie können auch vereinzelt im Protoplasma auftreten. In Amöben wurde *Sphaerita* bei *E. simulans* (KIRBY 1928) als Mischinfektion mit *Nucleophaga* beobachtet. Auch einige der hier beschriebenen Amöben sind sowohl von *Nucleophaga* als auch von *Sphaerita* parasitiert. *Nucleophaga* fanden sich in *Endamoeba iusta* (6—10 %), *E. disparata* (12 %) und *E. gigantea* (14 %); *Sphaerita*

nur in *E. iusta* (4%). Die Ernährung scheint keine Rolle zu spielen, denn es werden sowohl xylophage als auch bakteriophage Amöben parasitiert. Jedoch muß wahrscheinlich der Kern eine minimale Größe besitzen, damit er von *Nucleophaga* befallen wird. Bei *E. iusta* scheinen die zweikernigen Stadien bevorzugt zu werden (Abb. 24 B u. C). Es wäre denkbar, daß durch die Funktionstüchtigkeit des zweiten, nicht parasitierten Kerns und der damit verbundenen besseren Überlebensfähigkeit der Amöbe, die Entwicklung des Parasiten begünstigt oder sogar erst möglich wird.

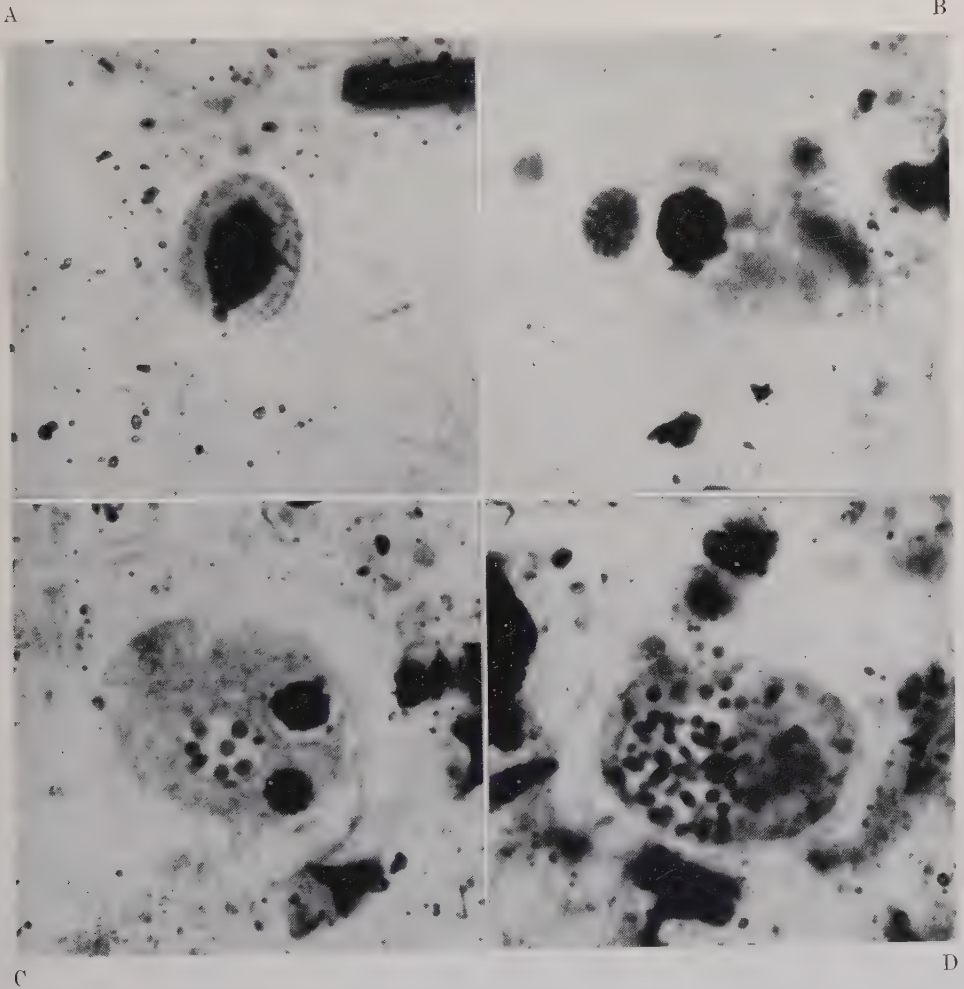


Abb. 24.

Von *Nucleophaga* und *Sphaerita* parasitierte Endamoeben (*Endamoeba iusta*).
Vergrößerung ca. 1600 $\times$.

C. Gregarinen

a) Allgemeines

Gregarinen gehören zu den am längsten bekannten Protozoen überhaupt. Erste Formen wurden bereits im 18. Jh. festgestellt. Innerhalb der Sporozoen handelt es sich jedoch um die am wenigsten gründlich untersuchte Gruppe. Bis heute sind sie nur als Parasiten von Wirbellosen bekannt. Auch in Termiten wurden Gregarinen gefunden, und die nachfolgende Tabelle gibt eine kurze Übersicht über die bisher beschriebenen Arten:

Art	Wirt	Fundort
Gregarina termitis (LEIDY 1881; ELLIS 1913)	Reticulitermes flavipes (KOLLAR) Reticulitermes hesperus (?) (BANKS) Zootermopsis-Arten	? ? ? ?
Gregarina mirotermitis (KIRBY 1929)	Mirotermes panamaensis (SNYDER)	Panama
Gregarina ausoniae (GHIDINI & MORIGGI 1941)	Reticulitermes lucifugus (ROSSI)	?
Hirmocystis speculitermis (UTTANGI & DESAI 1962)	Speculitermes cyclops sinhalensis (ROONWAL & SEN SERMA)	Dharwar (Indien)
Hirmocystis termitis (LEIDY 1881)	Reticulitermes flavipes (KOLLAR) Reticulitermes lucifugus (ROSSI) Zootermopsis angusticollis (HAGEN) Zootermopsis nevadensis (HAGEN)	? ? ? ? ?
Hirmocystis dharwaensis (UTTANGI & DESAI 1962)	Speculitermes cyclops sinhalensis (ROONWAL & SEN SERMA)	Dharwar (Indien)
Steinina termitis (UTTANGI & DESAI 1962)	Speculitermes cyclops sinhalensis (ROONWAL & SEN SERMA)	Dharwar (Indien)
Actinocephalus sp. (UTTANGI & DESAI; unveröffentlicht)	Capritermes incola (WASMANN)	Dharwar (Indien)
Sphaeroecystis termitis (UTTANGI & DESAI 1962)	Capritermes incola (WASMANN)	Dharwar (Indien)
Diplocystis zootermopsidis (DESPORTES 1963)	Zootermopsis nevadensis	Kalifornien

Unsere eigenen Studien haben eine große Zahl neuer Formen ergeben, die alle, wie die bisher beschriebenen Arten, ebenfalls zu den polycystiden Gregarinen gehören. Es ist oft nicht möglich, diese neuen Formen in das System einzuordnen, da in vielen Fällen wichtige, für eine eindeutige Bestimmung notwendige Stadien fehlen. Ein Teil des Zyklus spielt sich ohne Zweifel außerhalb des Wirtes ab. Wir haben z. B. keine Cysten im Termitendarm gefunden. Nur die Sporen, sowie Cephalonten, Sporonten und Assoziationen sind wieder vorhanden. Auch das Cephalontenstadium fehlt bei vielen Arten, was die Bestimmung ebenfalls beträchtlich erschwert.

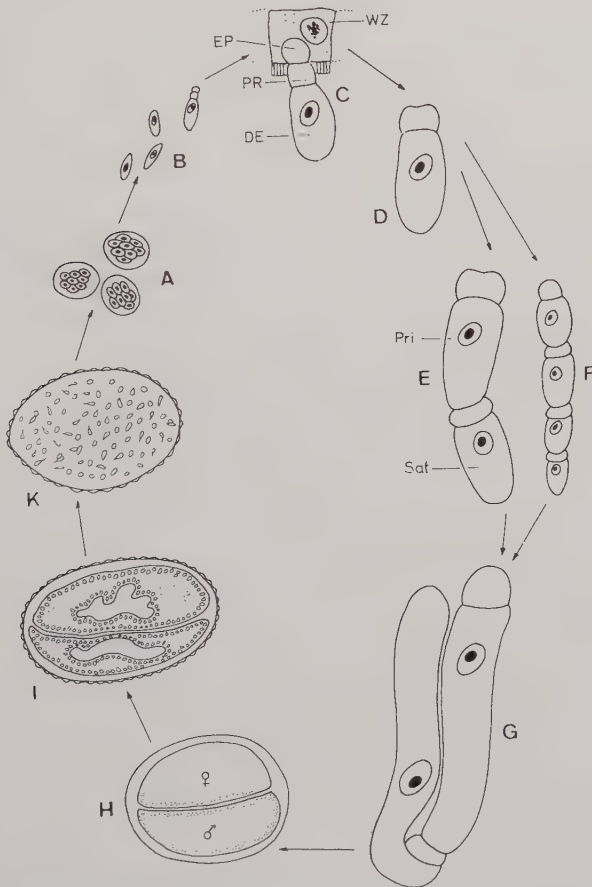


Abb. 25. Zyklus der Eugregarinen (Schema).

A = Sporen mit Sporozoiten; B = Sporozoiten; C = Cephalont in Wirtszelle verankert; D = Sporont; E = Assoziation; F = Multiple Assoziation; G = Syzygium; H = Gamontencyste; I = Gametenbildung; K = Kopulation der Gameten; EP = Epimerit; PR = Protomerit; DE = Deutomerit; Pri = Primit; Sat = Satellit.

Die Sporen mit Bestimmtheit einer Art zuzuordnen, war auch nicht möglich, da pro Wirt in vielen Fällen mehrere Gregarinenarten vorkommen.

In kurzer Form sei hier der Zyklus der Eugregarinen zusammengefaßt (Abb. 25). Sporen werden vom Wirt mit der Nahrung aufgenommen, wobei die Sporenwand sich auflöst oder aufspringt und Sporozoiten freiläßt. Diese wachsen zu Cephalonten heran und können sich mit ihrem Epimeriten am Darmgewebe anheften. Schließlich werden die Epimeriten abgeworfen und das freie Sporontenstadium wächst bis zur Adultform weiter. Oft werden schon früh Assoziationen gebildet, wobei sich zwei oder auch mehr Individuen caudofrontal zusammenschließen. Am Ende der Wachstumsphase kommt es zur Gamontogonie. 2 assoziierte Individuen, wir bezeichnen sie jetzt als Gamonten, legen sich eng aneinander (Syzygium) und bilden schließlich eine Cystenhülle aus. Meist wird die Cyste ausgeschieden, wobei sich die Reifung außerhalb des Wirtskörpers vollzieht. UTTANGI & DESAI (1962) jedoch fanden Cysten im Termitendarm. Unser Material enthielt keine solchen Stadien. Während dieser letzten Phase kommt es zu einer starken Kernvermehrung; die Grenzen beider Individuen sind aber noch klar erkennbar. Die Kerne wandern an die Peripherie und sammeln Plasma um sich an. So entstehen Gameten (Iso- oder Anisogamie). Diese kopulieren, und aus den Zygoten bilden sich durch spontane Umwandlung Sporen, welche meist 8 Sporozoiten enthalten. Diese Sporen werden vom Wirt aufgenommen, und der ganze Zyklus beginnt von neuem.

Zu Vergleichszwecken wurden folgende Arbeiten, welche einen guten Überblick über die bisher beschriebenen Gregarinenarten vermitteln, beigezogen:

LABBÉ (1899: Zusammenfassung aller bis 1899 beschriebenen Formen), SOKOLOV (1911: Zusammenstellung aller seit LABBÉ neu gefundenen Arten), WATSON (1916) und WATSON-KAMM (1922: Zusammenfassung aller Eugregarinen der Welt), WATSON-KAMM (1922: neu beschriebene Arten von 1911—1920). Für die Beschreibung der nach 1920 entdeckten Arten mußte auf die Originalarbeiten zurückgegriffen werden, die ich hier nicht alle aufzählen kann. Monographien, wie diejenige von WATSON-KAMM, sind später leider keine mehr geschrieben worden. Was die Systematik betrifft, halten wir uns an das System von GRASSÉ (1953), welches zwar von demjenigen CHAKRAVARTYS (1959) abweicht, jedoch vom Committee on Taxonomy and Taxonomic Problems of the Society of Protozoologists (1964) beibehalten wurde.

b) Gattung *Gregarina* DUFOUR

Ein typisches Merkmal dieser Gattung ist die frühe Assoziation, wobei sich 2 Sporonten vereinigen. Dies hat zur Folge, daß der Protomerit des Satelliten immer abgeflacht ist. Das Verhältnis Protomerit: Deutomerit bewegt sich zwischen den Werten 1:2 bis 1:8 (bei Termitenformen werden auch extremere Werte erreicht). Der Protomerit ist einfach geformt (kugelförmig, konisch, zylindrisch oder kuppel-

förmig), am Vorderende abgerundet und normalerweise höher als breit (Verhältnis 1:2). Am Scheitel kann, besonders nach Verlust des Epimeriten, eine leichte Eindellung festgestellt werden. Der besonders am Körperende und am Septum ziemlich dicke Epicyt weist eine Längsstreifung auf. Verglichen mit dem Protomeriten ist der Deutomerit normalerweise breiter und am Hinterpol abgerundet. Das Endoplasma des Proto- und Deutomeriten kann unterschiedlich dicht granuliert sein. Im Kern sind höchstens 6 Karyosome enthalten. Der große, einfach geformte, kugelförmige Epimerit wird früh abgestoßen. Meist fehlt er den frei im Darmlumen lebenden Stadien. Kugel- oder eiförmige Cysten mit mehreren Sporodukten werden ausgebildet. Die Sporen sind kugelig, länglich, tönnchenförmig, teilweise mit abgestutzten Enden versehen oder zylindrisch und können in perlschnurartigen Ketten auftreten. *Gregarina*-Arten wurden in Vertretern der *Blattariae*, *Isoptera*, *Grylloidea*, *Acridoidea* und verschiedenen *Coleopteren* gefunden.

In den Diagnosen werden folgende Abkürzungen verwendet:

L max = Länge der längsten Assoziation

B max = Breite der längsten Assoziation

LP = Länge des Protomeriten

BP = Breite des Protomeriten

LD = Länge des Deutomeriten

BD = Breite des Deutomeriten

LP:LT = Verhältnis der Länge des Protomeriten zur Gesamtlänge des Sporonten (der Epimerit wird nicht mitgerechnet)

BP:BD = Verhältnis der Breite des Protomeriten zur Breite des Deutomeriten

(P) = Primit

(S) = Satellit

Die Schemata in Abb. 25 bezwecken eine klare Darstellung der in den folgenden Beschreibungen verwendeten Begriffe.

Gregarina bancoi n. sp.

(Abb. 26)

Typuswirt: *Thoracotermes macrothorax* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Zusätzliche Wirte: *Anoplotermes* sp.
(Urwald von Banco)
Allognathotermes hypogeus SILVESTRI
(Presqu'île)
Pericapritermes urgens
(Urwald von Banco)

Diagnose: Assoziationen aus zwei caudofrontal verbundenen Sporonten bestehend. L max = 434 μ m. B max = 46 μ m. LP: LT = 1: 6—1: 9,2 (P); 1: 10,3—1: 14,4 (S). BP: BD = 1: 1,1 1: 1,2 (P); 1: 1,6 1: 1,8 (S). LP = 12,5 33,6 μ m (P); 15—21 μ m (S). BP = 17,5 35 μ m (P); 17—27,3 μ m (S). LD = 76,7—268 μ m (P); 98—212 μ m (S). BD = 20,1—46 μ m (P); 30—46 μ m (S).

Satellit länger als Primit. Protomerit im Primiten kuppelförmig, am Septum abgeplattet; im Satelliten zusammengestaucht. Deutomerit wird gegen hinten schmaler; vorne breite Schulterbildung; Hinterende abgerundet. Bei Sporonten ohne Epimerit ist der Protomerit am Vorderpol leicht eingedellt; manchmal papillenähnliche Grube (Abb. 26; Nr. 6). Epicyt an dieser Stelle dünn (ähnlich wie bei den Stenophoriden). Epimerit kugelförmig, an Berührungsstelle mit dem Protomeriten abgeflacht (Abb. 26; Nr. 5). Deutliche Einschnürung am Septum. Endoplasma des Protomeriten heller und stärker vakuolisiert; fein granulär. Viele Paraglykogenkörner im Endoplasma des Deutomeriten. Kugelförmiger Kern mit kleinem Karyosom. Immer deutlich erkennbare Längsstreifung des Epicyten. Sporen oval; $4 \times 7,2 \mu$ m.

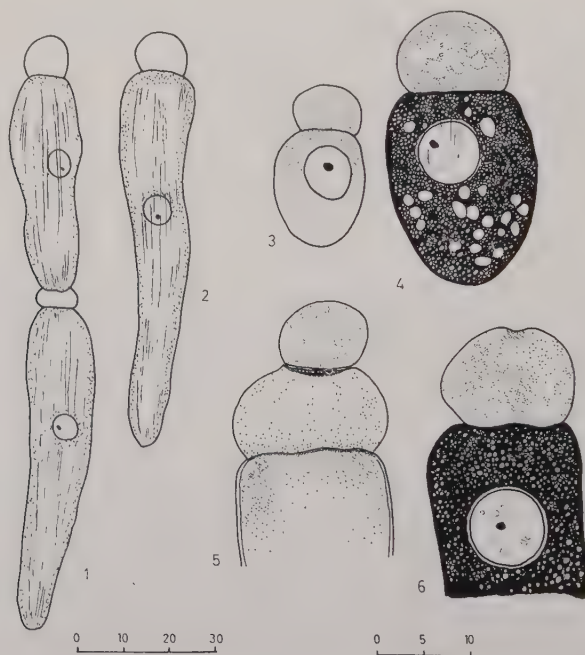


Abb. 26. *Gregarina bancoi* n. sp. Vergrößerung 1, 2 ca. 600 $\times$, Vergrößerung 3—6 ca. 1200 $\times$.

Bezüglich der Größenverhältnisse bestehen gewisse Übereinstimmungen mit *G. longa* aus dem Darm einer *Tipula*-Larve (WELLMER 1911). Die Schulterbildung ist jedoch bei dieser Art weniger ausgeprägt und die von WELLMER beschriebene Einschnürung in der Mitte des Protomeriten beim Satelliten fehlt bei *G. bancoi*. Auch ist das Karyosom wesentlich kleiner.

Gregarina sp. 1

(Abb. 27 A)

Typuswirt: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Diagnose: Caudofrontale Assoziationen zusammengeschlossen.

L max — 421 μ m. B max — 29,4 μ m. LP: LT = 1: 9,5 (P); 1: 10,5 (S). BP: BD — 1: 1,6 (P); 1: 1,3 (S). Werte für Sporonten können keine gegeben werden, da nur eine einzige Assoziation zur Untersuchung vorlag. Satellit länger als Primit. Protomerit des Primiten kuppelförmig, beim Satelliten tonnenförmig. Deutomerit gleichmäßig breit, sich nach hinten verschmälernd, beim Primiten endoplasmfreie Spitze. Ausgeprägte Einschnürung am Septum. Kugelförmiger Kern mit relativ großem, zentral gelegenem Karyosom, welches von einem breiten Ring weniger intensiv angefärbter Granula umgeben wird. Endocyt locker strukturiert, grob alveolär. Deutlich sichtbare, querverlaufende Myonemata. Epicyt fein.

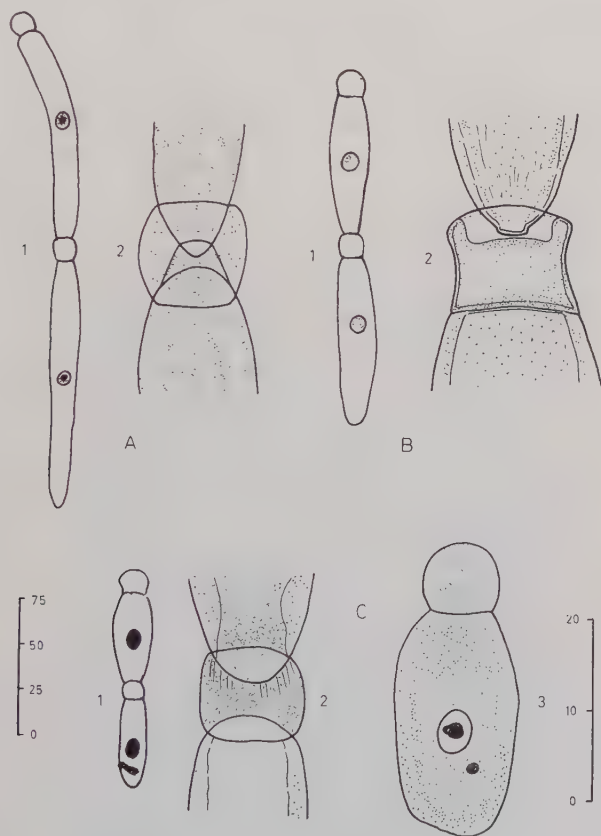


Abb. 27

A = *Gregarina* sp. 1; B = *Gregarina* sp. 2; C = *Gregarina* sp. 3.

Gregarina sp. 2

(Abb. 27 B u. 28)

Typuswirt: *Anoplotermes* sp.

(Urwald von Banco)

Diagnose: Typische Assoziationen. Im Gegensatz zu *Gregarina* sp. 1 gedrungene Körperform.

L max = 324 μ m. B max = 35,7 μ m. LP: LT = 1: 4,8—1: 7 (P); 1: 6,7—1: 8,1 (S). BP: BD = 1: 1,3—1: 1,4 (P); 1: 1,7 (S). LP = 21—31,5 μ m (P); 21—25,2 μ m (S). BP = 21—25,2 μ m (P), 18,9—21 μ m (S). LD = 121—125 μ m (P); 144—150 μ m (S). BD = 29,5—31,5 μ m (P); 31,5—35,7 μ m (S).

Satellit länger als Primit. Protomerit im Primiten kuppelförmig. Beim Satelliten, wie auch bei freien Individuen, senkt sich der Protomerit ein, was den Eindruck beidseitiger hornartiger Ausstülpungen erweckt (Abb. 28). Solche tellerartige Eindellungen wurden auch bei anderen Arten der Gattung *Gregarina* (in Assoziationen und Einzelformen) beschrieben (z. B. *G. craspedonoti* (DEATA 1953) und sind daher kein spezielles Bestimmungsmerkmal. Breiteste Stelle des Deutomeriten auf Kernhöhe. Hinter- und Vorderende abgerundet. Der Hinterpol des Protomeriten stülpt sich pfropfartig aus und paßt sich bei der Syzygienbildung in die muldenförmige Eindellung des Satelliten ein. Deutliche Längsstreifung im Epicyt. Das gesamte Ektoplasma ist breit und nur an der Vorderseite des Protomeriten stark reduziert. Endoplasma fein granulär. Kern kugelförmig. Ein Karyosom wurde nicht festgestellt.

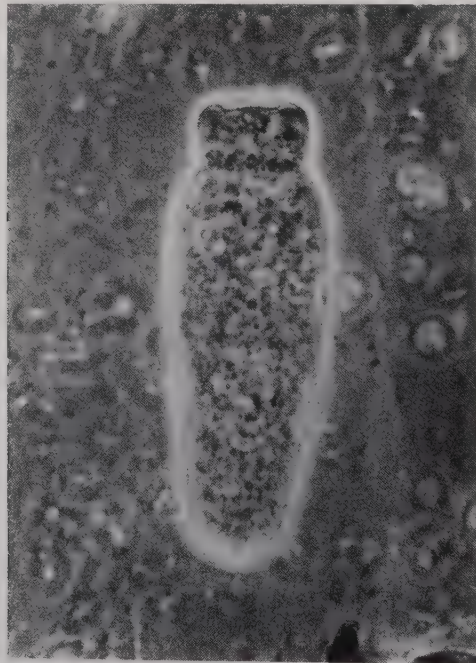


Abb. 28. *Gregarina* sp. 2. Lebendpräparat (Phasenkontrast). Vergrößerung ca. 710 $\times$.

Gregarina sp. 3

(Abb. 27 C)

Typuswirt: *Proculitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Urwald von Banco)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 186 μ m. B max = 27 μ m. LP: LT = 1: 4,2—1: 4,8 (P); 1: 4,9—1: 5,8 (S). BP: BD = 1: 1,2—1: 1,4 (P); 1: 1,1 (S). LP = 12,6—22,1 μ m (P); 14,7—16,8 μ m (S). BP = 14,7—21 μ m (P); 16,8—18,9 μ m (S). LD = 40—79,4 μ m (P); 64,7—71 μ m (S). BD = 21 bis 27,3 μ m (P); 18,9—20 μ m (S).

Primit größer als Satellit. Protomerit im Primiten kuppelförmig, im Satelliten würfelförmig, mit abgerundeten Ecken und Kanten. Starke Einschnürung am Septum. Breiteste Stelle des Deutomeriten auf Kernhöhe; Hinterende flach. Längsstreifung im Epicyt vor allem beim Satellitenprotomerit ausgeprägt. Kern eiförmig mit großem, polymorphem Karyosom. Endoplasma dicht granuliert und alveolär. Hyalines Ektoplasma.

In Kernnähe oder bei anderen Gregarinenarten auch im Protomerit liegt oft ein kugelförmiges, sich mit Eisenhämatoxylin stark anfärbbares Gebilde, welches zuerst von LÉGER (1906), LÉGER und DUBOSCQ (1910), MERCIER (1912), HATT (1931) und GÖHRE (1943) wieder erwähnt wurde. ALEXEIEFF (1912) vergleicht diesen „Protomeritkern“ mit dem Stigma der Euglenen. LÉGER und DUBOSCQ (1909) interpretieren ihn als hypertrophiertes Centrosom, dessen Granula sich mehrmals geteilt haben oder als ein von Mitochondrien oder Chromidien umsäumtes Centrosom (vergleichbar einem Vitellinkern). GÖHRE (1943) hingegen spricht von „Fermentkörper“ und meint damit eine Anhäufung von Granula, die oxydierende Fermente enthalten. Diese Vorstellungen scheinen nach TUZET und ORMIÈRES (1962) nicht haltbar, zeigen doch die neuesten Beobachtungen eindeutig kernartige Eigenschaften des Protomeritkörpers.

Eine Ähnlichkeit von *Greg. sp. 3* besteht zu *G. parva* (CRAWLEY 1907) aus *Harpalus caliginosus* und *H. pennsylvanicus*. Jedoch ist bei unserer Art der Deutomerit verhältnismäßig breiter als der Protomerit und die Einschnürung am Septum viel weniger ausgeprägt.

Gregarina sp. 4

(Abb. 29 A)

Typuswirt: *Proculitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 130 μ m. B max = 30 μ m. LP: LT = 1: 5,1 (P); 1: 8,5 (S). BP: BD = 1: 1,8 (P); 1: 1,7 (S). LP = 14,4 μ m (P); 6,7 μ m (S). BP = 15,6 μ m (P); 17,8 μ m (S). LD = 58,9 μ m (P); 50 μ m (S). BD = 27,8 μ m (P); 70 μ m (S).

Primit länger als Satellit. Protomerit des Primiten beinahe kugelförmig. Tiefer Einschnitt am Septum. Deutomerit verbreitert sich gegen den Hinterpol zu und endet als schmaler, stumpfer Pfropf. Protomerit des Satelliten breiter als hoch; umfaßt den Pfropf des Primiten ringartig. Je

ein Protomeritkern im Protomeriten. Kern liegt in der vorderen Hälfte des Deutomeriten; enthält ein großes Karyosom, um welches sich kleine, weniger intensiv gefärbte Granula scharen. Endoplasma von vielen, regelmäßig verteilten Körnern durchsetzt.

Es wäre denkbar, daß es sich bei diesen granulären Gebilden im Endoplasma um Mitochondrien handelt. Auch die in älteren Arbeiten erwähnten „Chromidien“ kommen in Frage. Definiert sind diese lediglich als sich mit basischen Farbstoffen gut färbende Granula, womit über ihre Bedeutung gar nichts gesagt ist. Die Bezeichnung gilt sowohl für Volutin- und Proteinkörner, als auch für Lipidgranula.

Gregarina sp. 5

(Abb. 29 B)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 213 μ m. B max = 77 μ m. LP: LT = 1: 3,5 (P); 1: 11,9 (S). BP: BD = 1: 1,8 (P); 1: 1,6 (S). LP = 39,5 μ m (P); 6,3 μ m (S). BP = 43,7 μ m (P); 25,2 μ m (S). LD = 137,5 μ m (P); 75,2 μ m (S). BD = 77,3 μ m (P); 39,8 μ m (S).

Protomerit im Primiten kuppelförmig; klar vom Deutomeriten abgesetzt. Deutomerit oval, gedrungen. Wie bei *Greg. sp. 4* stülpt sich am Hinterpol ein schmaler stumpfer Pfropf aus. Satellit bedeutend kleiner als Primit; Protomerit gestaucht, sehr viel breiter als hoch. Einschnitt am Septum weit weniger deutlich. Endoplasma sowohl im Primiten als auch im Deutomeriten wabenartig strukturiert; enthält je einen „Protomeritkern“. Kern nicht deutlich durch eine regelmäßige Membran begrenzt, sondern ausgefranst; großes Karyosom. Körper des Satelliten ebenfalls oval, jedoch am Hinterpol mehr zugespitzt. Sporen oval; 7,5 $\times$ 11 μ m.

Gregarina sp. 6

(Abb. 29 C)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Savanne von Dabou)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 372 μ m. B max = 75,2 μ m. LP: LT = 1: 7 (P); 1: 16,2 (S). BP: BD = 1: 2 (P); 1: 1,5 (S). LP = 27,3 μ m (P); 11,1 μ m (S). BP = 37,8 μ m (P); 46,2 μ m (S). BD = 75,2 μ m (P); 68,9 μ m (S).

Protomerit des Primiten halbkugelförmig; breiter als hoch. Mäßige Einkerbung am Septum. Deutomerit oval, sich nach hinten verbreiternd oder unregelmäßig zylindrisch. Hinterpol abgerundet; bildet beim Primiten einen Pfropf. Der Protomerit des Satelliten umschließt den Deutomeriten des Primiten ringartig. Im Endoplasma des Deutomeriten mitochondrienähnliche Gebilde. Diese fehlen im Protomeriten. Kern besonders bei reifen Gamonten stark deformiert.

Diese Form zeigt übereinstimmende Merkmale mit *G. blattarum* SIEBOLD, welche in *Periplaneta orientalis*, *P. americana* und *Blatta germanica* lebt, ist jedoch viel kleiner und weicht bezüglich der Form des Protomeriten im Satelliten und des Kerns ab. Bei *G. sp. 6* ist auch die Sarcocytschicht weniger dick.



Abb. 29

A = *Gregarina* sp. 4; B = *Gregarina* sp. 5; C = *Gregarina* sp. 6; D = *Gregarina* sp. 7; E = *Gregarina* sp. 8. Vergrößerung: alle außer C ca. 600 $\times$, C ca. 300 $\times$

Gregarina sp. 7
(Abb. 29D)

Typuswirt: *Procutitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Assoziationen wurden keine gefunden.

LP: LT = 1: 4,5. BP: BD = 1: 2,1. LP = 15,6–21,4 μ m. BP = 19,8–23,4 μ m. LD = 48,7–83,9 μ m. BD = 38,2–57,4 μ m.

Protomerit kuppelförmig und deutlich vom breiteren Deutomeriten abgesetzt. Deutomerit regelmäßig oval. Im Gegensatz zum Endoplasma des Protomeriten, das nur fein granuliert ist, befinden sich im Endoplasma des Deutomeriten dichte Ansammlungen von Paraglykogenkörnern. Protomeritkern vorhanden. Keine charakteristische Strukturen im Kern.

Gregarina sp. 8

(Abb. 29 E)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 3,5. BP: BD = 1: 1,4. LP = 40 μ m. BP = 43,7 μ m. LD = 100 μ m. BD 60,5 μ m.

Deutomerit kuppelförmig. Einkerbung am Septum weniger betont als bei *Greg. sp. 7*. Epicyt am Septum dick und auffällig. Hinterende läuft in einen wenig abgesetzten Pfropf aus. Deutliche Längsstreifung auf dem Epicyten. Endoplasma des Deutomeriten dicht mit Paraglykogenkörnern angefüllt. Endoplasma des Protomeriten hyalin; mit wabenartiger Netzstruktur.

Gregarina thoracotermis n. sp.

(Abb. 30)

Typuswirt: *Thoracotermes macrothorax* SJÖSTEDT

(Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI

(Urwald von Banco)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 517 μ m. B max = 28 μ m. LP: LT = 1: 9,6—1: 12,2 (P); 1: 13,2—1: 21,9 (S). BP: BD = 1: 1,1—1: 1,4 (P); 1: 1—1: 1,3 (S). LP = 15—27,3 μ m (P); 10,5—19 μ m (S). BP = 11,5—27,3 μ m (P); 14,7—18,9 μ m (S). LD = 135—240 μ m (P); 214,7—231 μ m (S). BD = 15—28 μ m (P); 14,8—23,1 μ m (S).

Protomerit des Primiten eichelförmig oder kuppelförmig. Immer höher als breit. Septum mäßig eingekerbt. Deutomerit gliedert sich in einen breiteren, vor dem Kern liegenden Abschnitt und einen schmäleren hinteren Teil. Protomerit des Satelliten becherartig eingebuchtet. In diesen Becher fügt sich der Primit ein. Pinzettenartiger Hinterpol des Primiten ebenfalls eingedellt; durch ein Septum vom übrigen Endoplasma abgegrenzt (Abb. 30; Nr. 4). Epimerit des Cephalolonten regelmäßig, halbkugelförmig. Oft war dieses Stadium mit einer Epithelzelle des Termitendarms verbunden (Abb. 30; Nr. 6). Epicyt fein. Endoplasma des Proto- und Deutomeriten nicht unterscheidbar; alveolär. Im vorderen Abschnitt des Deutomeriten ist das Plasma weniger dicht granuliert. Kern kugelförmig oder schwach deformiert; großes Karyosom, umgeben von feinen Granula.

Aus der Literatur sind für die Gattung *Gregarina* nur selten vergleichbar extreme Größenunterschiede zwischen Protomerit und Deutomerit angeführt (*Greg. haranti* THÉODORIDÈS und JOLIVET 1959). In diesem Maße treten sie gewöhnlich bei Vertretern der *Stenophoridae* auf. Diese bilden aber keine caudofrontalen Assoziationen und vereinigen sich erst unmittelbar vor der Encystierung. Sie wurden bisher nur bei *Diplopoden* gefunden (KARANDIKAR & RODGI 1955) und scheinen ausgeprägt wirtsspezifisch zu sein. Auf Grund der typischen Assoziationen haben wir diese Art in die Gattung *Gregarina* eingereiht.

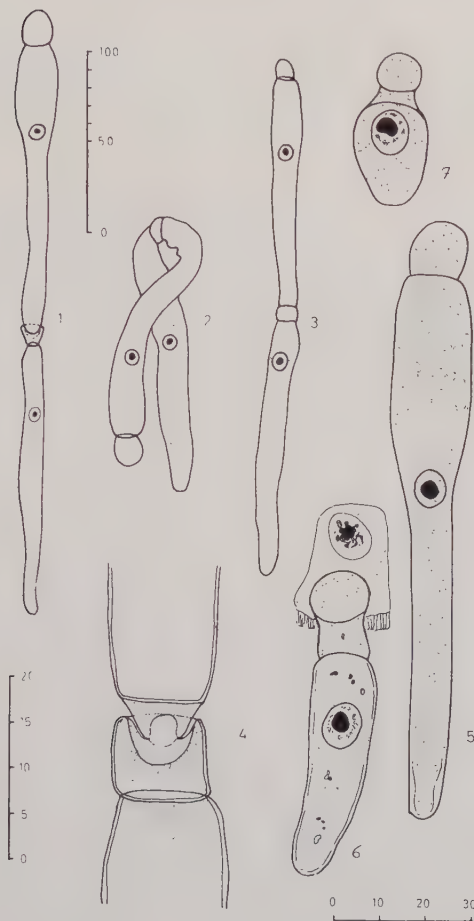


Abb. 30. *Gregarina thoracotermis* n. sp. Vergrößerung: 1—3 ca. 240 $\times$, 4 ca. 1200 $\times$, 5—7 ca. 600 $\times$.

Gregarina cucumiformis n. sp.

(Abb. 31 A)

Typuswirt: *Allognathotermes hypogeus* SILVESTRI
(Presqu'île)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 527 μ m. B max 28 μ m. LP: LT = 1: 17,8—1: 20,2 (P); 1: 20,8 (S). BP: BD = 1: 1,1—1: 1,5 (P); 1: 1,8 (S). LP = 12,6—17 μ m (P); 12,6 μ m (S). BP = 17—29,4 μ m (P); 12,6 μ m (S). LD = 225,8—285 μ m (P); 250 μ m (S). BD = 21—33,6 μ m (P); 23,2 μ m (S).

Die Größenverhältnisse des Protomeriten zum Deutomeriten sind ebenfalls extrem wie bei *G. thoracotermis*. Epimerit irregulär, mehr oder weniger kugelförmig. Protomerit des Primiten zylindrisch. Kein Einschnitt am Septum. Deutomerit am breitesten auf Kernhöhe; wird nach

hinten plötzlich enger und bildet einen langen, schmalen Schwanz (Abb. 31 A; Nr. 3). Die Spitze des Hinterpols kann kolbenartig verbreitert sein. Protomerit des Satelliten öffnet sich an der Verbindungsstelle mit dem Primiten becherartig. Epicyt des Satelliten stark verbreitert. Die hyaline hinterste Spitze des Primiten ist durch eine Art Septum vom restlichen Endoplasma getrennt. Epicyt mäßig dick. Kern kugelförmig; mittelgroßes Karyosom, welches von einer Schicht kleiner Granula umrahmt wird.

Der Epimerit bleibt bei dieser Art, ganz im Gegensatz zu der bei Gregarina-Arten sonst üblichen Weise, lange Zeit erhalten. Selbst in Assoziationen kann der Primit noch einen Epimeriten tragen (Abb. 31 A; Nr. 1). Das postnukleare Endoplasma ist grob granulär. Im vorderen Abschnitt des Deutomeriten und im Protomerit ist die Granulation feiner und das Plasma wirkt in diesen Abschnitten transparenter.

Gregarina sp. 9

(Abb. 31 C)

Typuswirt: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 461 μ m. B max 23 μ m. LP: LT = 1: 11,5—1: 16,3 (P); 1: 10,3—1: 18,1 (S). BP: BD = 1: 1,2—1: 1,4 (P); 1: 1,1—1: 1,4 (S). LP = 13—21 μ m (P); 13—17 μ m (S). BP = 17 μ m (P); 13—17 μ m (S). LD = 175,2—213 μ m (P); 158,5—222 μ m (S). BD = 21—23,2 μ m (P); 18—19 μ m (S).

Protomerit des Primiten kuppelförmig. Keine auffällige Einkerbung am Septum. Deutomerit gleichförmig, langgestreckt und am Hinterende zugespitzt. Eine hyaline Plasmazone an der hintersten Spitze des Primiten (*G. cucumiformis*, *G. thoracotermidis* usw.) fehlt. Deutomerit manchmal vorne breiter, jedoch nicht in so auffälliger Weise wie bei *G. cucumiformis*. Protomerit des Satelliten fäßchenförmig. Endoplasma des Deutomeriten enthält viele mitochondrienähnliche Strukturen. Diese fehlen im Protomeriten. Epicyt längsgestreift (besonders deutlich am oberen Rand des Protomeriten erkennbar). Kern ohne differenzierte Strukturen homogen angefärbt.

Im Habitus zeigen sich Ähnlichkeiten mit *G. cylindrica* aus *Ditoma creneta* und *Cucujiden*-Imagines und Larven (FOERSTER 1938), wobei diese Art das Septum zwischen Proto- und Deutomerit einschmelzen kann, was wir bei *Greg. sp. 9* nie festgestellt haben.

Gregarina sp. 10

(Abb. 31 B)

Typuswirt: *Allognathotermes hypogeus* SILVESTRI
(Presqu'île)

Diagnose: Von dieser Art lag lediglich eine einzige Assoziation zur Untersuchung vor.

L = 280 μ m. B = 16,8 μ m. LP: LT = 1: 8,3 (P); 1: 8,5 (S). BP: BD = 1: 1,6 (P); 1: 1 (S). LP = 25,2 μ m (P); 8,4 μ m (S). BP = 10,5 μ m (P); 10,5 μ m (S). LD = 183,6 μ m (P); 62,2 μ m (S). BD = 16,8 μ m (P); 10,5 μ m (S).

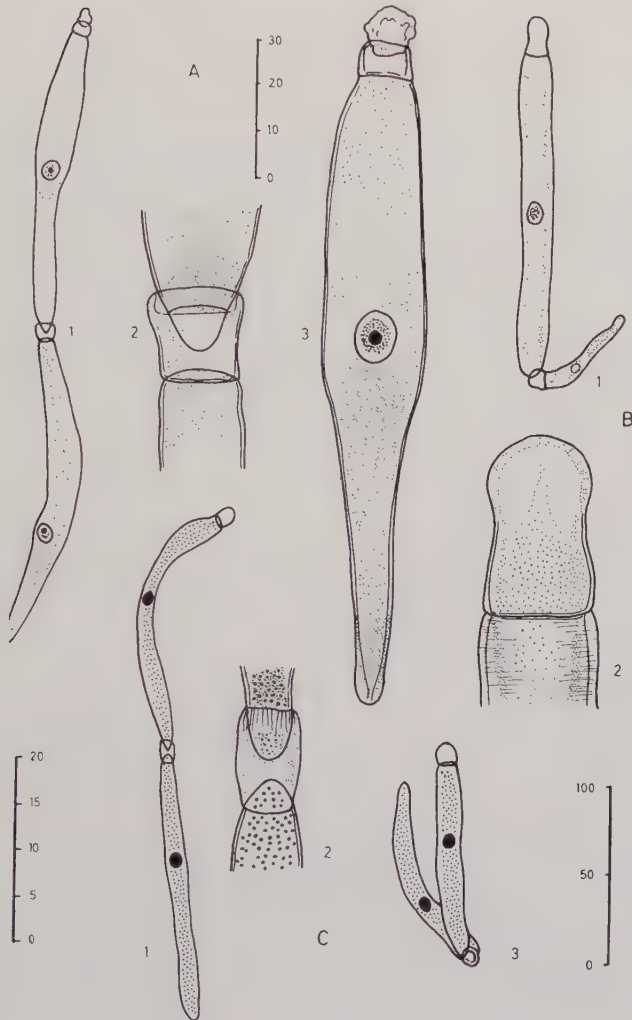


Abb. 31

A = *Gregarina cucumiformis* n. sp.; B = *Gregarina* sp. 10; C = *Gregarina* sp. 9. Vergrößerung:
A 1, B 1, C 1, C 3 ca. 240 $\times$, A 2, B 2, C 2 ca. 1200 $\times$, A 3 ca. 600 $\times$.

Protomerit kuppelförmig; vorderer Abschnitt kolbenartig verbreitert. Deutomerit langgestreckter, regelmäßiger Zylinder mit abgerundetem Hinterpol. Satellit viel kleiner. Protomerit im Satelliten gedrunken (etwa gleich hoch wie breit). Der Kern enthält kein Karyosom, aber mehrere kleine, sich stark anfärbende Chromatingranula. Epicyt unauffällig. Myonemata deutlich erkennbar. Peripher ist das Endoplasma stärker granulär als im Innern der Gregarine. Endoplasma des Proto- und Deutomeriten unterscheiden sich nicht voneinander.

Gregarina sp. 11

(Abb. 32 A)

Typuswirt: *Allognathotermes hypogeus* SILVESTRI
(Presqu'île)

Diagnose: Von dieser Art fanden wir ebenfalls nur eine einzige Assoziation.

L = 830 μ m. B = 67 μ m. LB: LT = 1: 7,6 (P); 1: 18,5 (S). BP: BD = 1: 1,6 (P); 1: 1,9 (S). LP = 58 μ m (P); 21 μ m (S). BP = 42 μ m (P); 33,6 μ m (S). LD = 383,6 μ m (P); 367 μ m (S). BD = 67 μ m (P); 63 μ m (S).

Protomerit kuppelförmig, basal stark abgeflacht. Übergang zum Deutomeriten vollzieht sich allmählich ohne markante Einschnürung am Septum. Deutomerit verengert sich leicht gegen hinten; am Hinterpol kurzer Pfropf. Protomerit des Satelliten stark kontrahiert (breiter als hoch). Endoplasma wabenartig; peripher dichter; in Proto- und Deutomerit gleich. Besonders dicht ist das Endoplasma beidseitig des Kerns, von welchem zwei dunkler angefärbte Bänder zur Peripherie ziehen. Kern oft deformiert; großes Karyosom. Epicyt breit.

Gregarina sp. 12

(Abb. 32 B)

Typuswirt: *Anoplotermes* sp.
(Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT
(Urwald von Banco)

Diagnose: Typische Assoziationen.

L max = 455 μ m. B max = 79 μ m. LP: LT = 1: 4,3—1: 4,9 (P); 1: 6,5—1: 9 (S). BP: BD = 1: 1,3—1: 1,6 (P); 1: 1,4—1: 1,6 (S). LP = 21—50 μ m (P); 8,4—28 μ m (S). BP = 27,3—58,5 μ m (P); 19—45 μ m (S). LD = 81,5—208 μ m (P); 54,2—200 μ m (S). BD = 37,8—79 μ m (P); 29,5—63 μ m (S).

Protomerit des Primiten halbkugelförmig. Am Septum markante Einkerbung. Deutomerit oval, vorne schulterartig verbreitert, hinten regelmäßig abgerundet. Protomerit des Satelliten flachgedrückt; breiter als hoch. Endoplasma des Protomeriten fein granulär, vakuolisiert; im Deutomeriten wabenartig (vergleichbar *Greg. sp. 11*). Kern enthält nur bei jungen Stadien ein Karyosom; in älteren Sporonten entweder homogen gefärbt, oder unregelmäßig verteilte Chromatinschollen. In alten wahrscheinlich kurz vor der Enzystierung stehenden Assoziationen sind die Kerne oft deformiert. Epicyt fein, längsgestreift.

Abb. 32 B (4) stellt einen Sporonten dar, welcher peripher im Deutomeriten einen Saum intensiv gefärbter Körper unbekannter Natur zeigt. Dieser Saum ist für *Greg. sp. 12* typisch und wurde bei keiner anderen Gregarinenart des von uns untersuchten Materials gefunden.

Gewisse Übereinstimmungen ergaben sich mit *G. illinensis* aus *Ischnoptera pennsylvanica* (WATSON 1915). Diese Art ist jedoch wesentlich größer. Auch der Umriß des Deutomeriten ist eher zylindrisch als oval, und der Protomerit kuppelförmig anstatt halbkugelförmig wie in der von uns beschriebenen Art. Eine noch ausgeprägtere Ähnlichkeit besteht zu *G. intestinalis* aus *Pterostichus stygicus* (WATSON

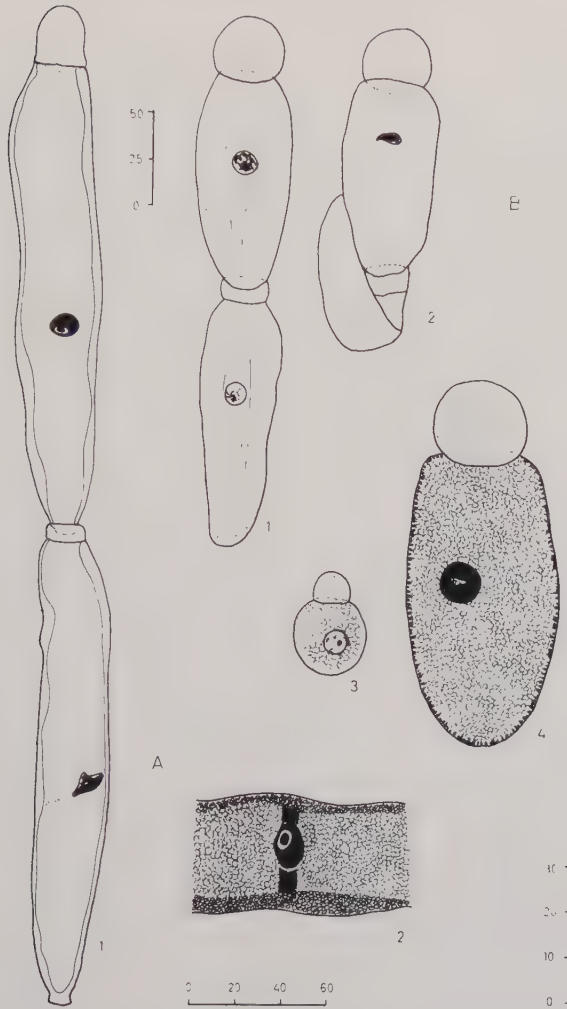


Abb. 32

A = *Gregarina* sp. 11; B = *Gregarina* sp. 12. Vergrößerung: A 1 ca. 240 $\times$, A 2, B 3, B 4 ca. 600 $\times$, B 1, B 2 ca. 300 $\times$.

1915). *G. anoplotermitis* ist jedoch größer; auch in der Breite unterscheiden sich Proto- und Deutomerit weniger als bei *G. intestinalis*.

Gregarina sp. 13
(Abb. 33 A)

Typuswirt: *Procubitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Savanne von Kokondekro)

Diagnose: Assoziationen konnten keine nachgewiesen werden.

LP: LT = 1: 3,5—1: 4,3. BP: BD = 1: 1—1: 1,4. Längster Gamont = 42,5 μ m. LP = 8,3—10 μ m. BP = 9,1—10,4 μ m. LD = 21—32,5 μ m. BD = 9,1—14,6 μ m.

Epimerit langgezogen, fingerartig. Protomerit kuppelförmig oder stumpfer Kegel; enthält einen Protomeritkern. Deutomerit regulär oval. Keine Einkerbung am Septum. Endoplasma fein granulär und alveolär. Deutomerit weniger dicht granuliert. Epimerit praktisch durchsichtig. Großes, zentrales Karyosom und eventuell eine oder mehrere kleinere Chromatingranula im Kern. Der Rest des Kernbläschens wird von winzigen, nur schwach angefärbten Körnchen ausgefüllt. Auffällige, schleierartige Bildung des Epicyten.

Ein fingerartig verlängerter Epimerit findet sich auch bei *G. longirostris* aus *Thanasimus formicarius* (LABBÉ 1899). Diese Art unterscheidet sich aber in vielen morphologischen Merkmalen ganz eindeutig von *G. sp. 13*.

Gregarina sp. 14

(Abb. 33C)

Typuswirt: *Procubitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Urwald von Banco)

Diagnose: Assoziationen unbekannt. Zur Untersuchung stand nur ein einzelner Cephalont zur Verfügung.

LP: LT = 1: 6,1. BP: BD = 1: 2,6. LT = 46 μ m. LP = 7,5 μ m. BP: 12,5 μ m. LD = 38,5 μ m. BD = 32,6 μ m.

Halbkugelförmiger Epimerit. Protomerit ein stumpfer Kegel. Deutomerit eiförmig, vorne abgeplattet. Keine Einschnürung am Septum. Protomeritkern. Kern kugelförmig mit großem Karyosom. Endoplasma fein granulär; dichter im Innern des Deutomeriten und des Protomeriten. Epicyt unauffällig.

Gregarina sp. 15

(Abb. 33F)

Typuswirt: *Procubitermes sjöstedti* VON ROSEN
(Urwald von Banco)

Zusätzlicher Wirt: *Cubitermes subcrenulatus* SILVESTRI
(Savanne von Dabou)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 4,2—1: 4,5. BP: BD = 1: 1,6. LT = 34,4—35,8 μ m. LP = 7,6—8,4 μ m. BP = 12—13,3 μ m. LD = 26—28 μ m. BD = 18,8—20,9 μ m.

Epimerit halbkugelförmig. Protomerit kuppelförmig; Basis und Vorderpol abgeplattet. Deutomerit mit ausgeprägter Schulterbildung. Hinterpol breit abgerundet. Tiefe Einkerbung am Septum. Endoplasma im Proto- und Deutomeriten gleich strukturiert; fein granulär; enthält einige größere Vakuolen. Kern im hinteren Abschnitt des Deutomeriten gelegen; großes Karyosom, an welches sich in vielen Fällen ein auffälliges Chromatinkorn anlagert. Im Kernbläschen außerdem viele kleine, weniger intensiv angefarbte Granula. Epicyt fein. Sporen linsenförmig mit abgestutzten Enden; $4 \times 8 \mu$ m.

Gregarina sp. 16

(Abb. 33 E)

Typuswirt: *Bellicositermes natalensis* HAVILAND
(Savanne von Dabou)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 4,2—1: 4,5. BP: BD = 1: 1,6. LT = 34,4—35,8 μ m. LP = 7,6—8,4 μ m.
BP = 12—13,3 μ m. LD = 26—28 μ m. BD = 18,8—20,9 μ m.

Verhältnismäßig großer, kugelförmiger Epimerit. Protomerit subglobulär. Starke Einkerbung am Septum. Deutomerit kurz, beinahe kugelförmig; am Septum abgeplattet. Das dicht granuläre Endoplasma der drei Abschnitte unterscheidet sich in seiner Struktur nicht; enthält

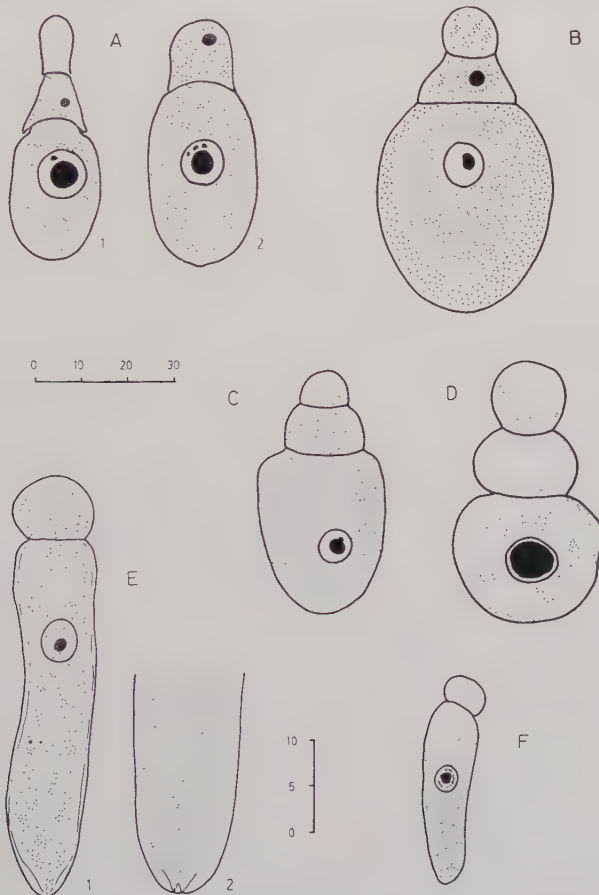


Abb. 33

A = *Gregarina* sp. 13; B = *Gregarina* sp. 14; C = *Gregarina* sp. 15; D = *Gregarina* sp. 16;
E = *Gregarina* sp. 17; F = *Gregarina* sp. 18. Vergrößerung: E 2 ca. 1200 $\times$, alle anderen
ca. 600 $\times$.

im Cephalonten unregelmäßig verteilte Agglomerationen unbekannter Natur. Wenige mitochondrienähnliche Körper. Im Kern homogene, große Chromatinzone, die das Kernlumen praktisch ausfüllt. Protomerit im Gamonten stärker abgekugelt; im Endoplasma fehlen die oben beschriebenen Agglomerationen; Deutomerit mehr in die Länge gezogen. Sporen oval; $2,8 \times 5 \mu\text{m}$.

Gregarina sp. 17

(Abb. 33 B)

Typuswirt: *Cucitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 5,5—1: 7,7. BP: BD = 1: 0,9—1: 1,1. LT = 68,9—148,3 μm . LP = 12,6—18,9 μm . BP = 14,7—29,4 μm . LD = 56,3—127,3 μm . BD = 18,9—27,3 μm .

Protomerit halbkugelförmig. Deutlicher Einschnitt am Septum. Deutomerit langgezogen, zylindrisch; am Hinterpol wenig zugespitzt. An dieser Stelle bildet das Endoplasma zwei charakteristische Zäpfchen (Abb. 33 B; Nr. 2). Kern mit großem Karyosom, welches von feinen Chromatinkörnchen umringt wird. Endoplasma hyalin. Epicyt mäßig entwickelt.

Die systematische Stellung dieser Art ist unsicher. Wir haben weder Epimeriten noch Syzygien beobachten können. Vorläufig ordnen wir sie auf Grund des Habitus der Sporonten in die Gattung *Gregarina* ein.

Gregarina sp. 18

(Abb. 33 D)

Typuswirt: *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT

(Urwald von Banco)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 5,7. BP: BD = 1: 1,3. LT = 70,8 μm . LP = 12,5 μm . BP = 15 μm . LD = 58,3 μm . BD = 18,4 μm .

Protomerit subglobulär; breiter als hoch. Mäßige Einkerbung am Septum. Deutomerit langgezogen, sich nach hinten verjüngend; abgerundeter Hinterpol. Endoplasma grob granulär. Besonders im hinteren Abschnitt des Deutomeriten treten lichte Stellen auf, wo das Endoplasma weniger dicht granuliert ist. Kern mit großem Karyosom und Anhäufungen kleiner Chromatinkörnchen.

Auch diese Art konnte nicht sicher in das System eingeordnet werden.

Gregarina sp. 19

(Abb. 34 A)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI

(Urwald von Banco)

Diagnose: Assoziationen unbekannt.

LP: LT = 1: 3,8—1: 3,9. BP: BD = 1: 1,5—1: 1,7. LT = 70,2—98,2 μm . LP = 18,5—25 μm . BP = 10,8—12,5 μm . LD = 70,2—98,2 μm . BD = 16,7—20,9 μm .

Epimerit eichel- oder kugelförmig. Protomerit langgestreckter Zylinder; basal verbreitert. Keine Einschnürung am Septum. Deutomerit ebenfalls langgezogen; am breitesten etwa in der Mitte; Hinterende stumpf. Kern im vorderen Abschnitt des Deutomeriten gelegen; enthält kleines Karyosom. Epicyt ziemlich dick. Endoplasma alveolär.

Im Endoplasma dieser Art trifft man regelmäßig Bakterien und kugelige Organismen, die wahrscheinlich, ähnlich wie *Sphaerita* bei Amöben und Flagellaten, als Parasiten angesehen werden müssen, über deren Natur wir nichts Genaueres aussagen können.

Gregarina sp. 20

(Abb. 34B)

Typuswirt: *Ophiotermes grandilabius* EMERSON
(Presqu'île)

Diagnose: Syzygien unbekannt.

LP: LT = 1: 4,9—1: 5,1. BP: BD = 1: 1,4—1: 1,6. LT = 141—183,7 μ m. LP = 28,7—36 μ m. BP = 19,4—23 μ m. LD = 112,3—147,7 μ m. BD = 27,2—36,8 μ m.

Epimerit klein, kugelförmig. Protomerit zylindrisch und langgestreckt; am breitesten in der Mitte, sich nach vorn und hinten verjüngend. Tiefe Einkerbung am Septum. Deutomerit vorne breit; wird nach hinten allmählich schmaler. Kern enthält keine besonderen Strukturen. Sehr dicht gelagerte mitochondrienähnliche Gebilde und Paraglykogenkörner im Endoplasma des Deutomeriten.

Durch den halsartigen Protomeriten gleicht *Greg. sp. 20* stark *Greg. sp. 19*. Immerhin sind genügend morphologische Unterschiede vorhanden, die eine artliche Abtrennung der beiden Gregarinen rechtfertigen.

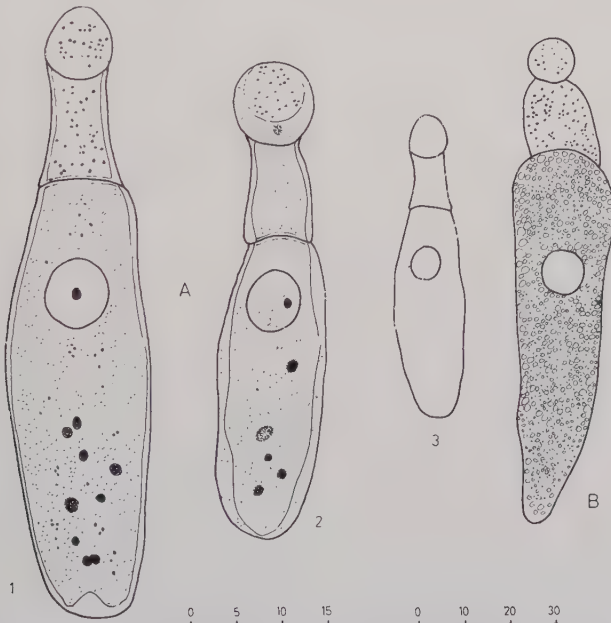


Abb. 34

A = *Gregarina* sp. 19; B = *Gregarina* sp. 20. Vergrößerung: A 1, A 2 ca. 1200 $\times$, A 3, B ca. 600 $\times$.

c) Familie: Actinocephalidae LÉGER 1892

Die Actinocephaliden führen während des größten Teils ihres Sporontenstadiums eine solitäre Lebensweise. Erst kurz vor der Enzystierung kommt es zu einer frontalen Syzygienbildung. Der Epimerit kann Anhänge besitzen (Gattung *Actinocephalus* STEIN), mit Hilfe derer sich die Cephalonten im Darmepithel des Wirtes verankern (im allgemeinen handelt es sich um 8–10 kurze, zugespitzte Hacken oder fingerförmige Ausstülpungen). Die Sporen sind bikonisch. Im Gegensatz zur Gattung *Gregarina* entwickeln die Cysten der Actinocephaliden keine Sporodukte. Sie wurden als Parasiten bei Chilopoden und verschiedenen Insekten (vor allem Fleischfresser) nachgewiesen. Typisch für die Gattung *Steinina* LÉGER und DUBOSCQ ist der kurze, bewegliche Epimerit. Dieser kann eingezogen werden oder sich zu einem kleinen, unscheinbaren Knopf zurückbilden. Bikonische oder eiförmige Sporen.

Steinina sp. 1

(Abb. 35B)

Typuswirt: *Mimeuterme giffardi* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: LP: LT = 1: 4,2—1: 4,3. BP: BD = 1: 1. LT = 43,9—49,4 μ m. LP = 10,2—11,7 μ m. BP = 23,2—25 μ m. LD = 33,7—37,7 μ m. BD = 23,8—26,7 μ m.

Epimerit hyalines, flaches Scheibchen. Sehr breiter, kuppelförmiger Protomerit. Deutomerit vorne breit, nach hinten spitz auslaufend. Im Endoplasma des Proto- und Deutomeriten mitochondrienähnliche Körper; im Deutomeriten auch Paraglykogenkörner; im Protomeriten besonders peripher intensiv angefärbte Plasmabereiche. Umriß des Kerns unregelmäßig; bildet wurzelähnliche Ausläufer; im Innern homogen angefärbt.

Steinina sp. 2

(Abb. 35C)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: LP: LT = 1: 3—1: 3,1. BP: BD = 1: 1—1: 1,2. LT = 66,2—69,6 μ m. LP = 21,8—22,6 μ m. BP = 33,4—35,9 μ m. LD = 44,4—47 μ m. BD = 34,2—41,9 μ m.

Epimerit halbkugelförmig, verhältnismäßig klein. Protomerit breit, kuppelförmig. Mäßige Einkerbung am Septum. Deutomerit kurz und plump; Hinterende im Gegensatz zu *S. sp. 1* und *S. sp. 2* eher abgerundet. Kern außergewöhnlich groß mit kleinem Karyosom. Sehr viele Paraglykogenkörner im Endoplasma des Proto- und Deutomeriten. Epicyt sehr fein.

Unbestimmbarer Actinocephalide

Die beobachteten Stadien dieser Gregarine erlauben keine Gattungsbestimmung. Wir beschreiben sie trotzdem, da es sich wahrscheinlich um eine neue Art handelt, die in einer Termiten lebt, deren Darmprotozoen bisher nicht untersucht wurden.

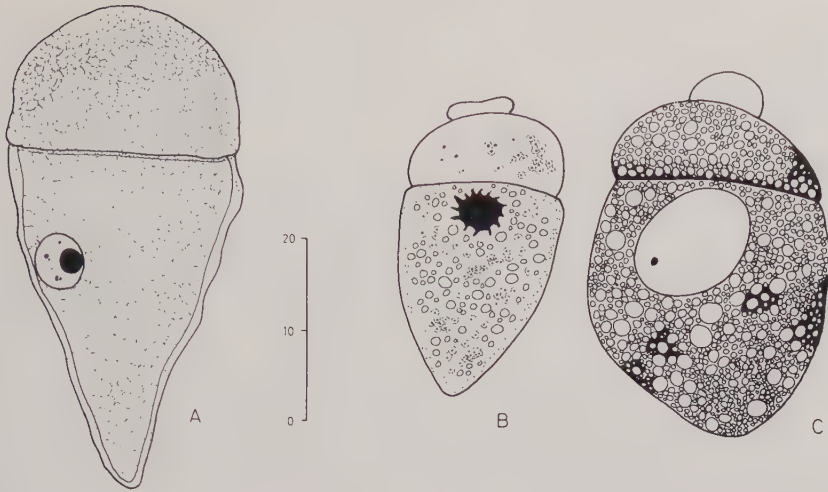


Abb. 35

A = Unbestimmbarer Actinocephalide; B = *Steinina* sp. 1; C = *Steinina* sp. 2.Vergrößerung: 1200 $\times$.

(Abb. 35 A)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: LP: LT = 1: 3—1: 3,9. BP: BD = 1: 0,8—1: 1,1. LT = 53,6—89,5 μ m.
LP = 15,9—25 μ m. BP = 20,9—33,7 μ m. LD = 37,7—64,5 μ m. BD = 19,2—31 μ m.

d) Nicht bestimmbare Eugregarinen

In mehreren Ausstrichen haben wir Gregarinen beobachtet, die leider wegen ihrer geringen Anzahl und mangelnden Entwicklungsstadien nicht bestimmbar waren. Da jedoch in den entsprechenden Termitenwirten diese Gregarinen bisher nie nachgewiesen wurden, geben wir hier eine kurze Beschreibung.

Eugregarina A

(Abb. 36 A)

Typuswirt: *Ophiotermes grandilabius* EMERSON
(Urwald von Banco)

Diagnose: LP: LT = 1: 4,8—1: 5. BP: BD = 1: 1—1: 1,1. LT = 66—78,2 μ m. LP = 13,2—16,3 μ m. BP = 17,5—19 μ m. LD = 52,8—61,9 μ m. BD = 18,4—19,2 μ m.

Epimerit aus acht plumpen, symmetrisch nach allen Seiten gerichteten Fortsätzen aufgebaut; dem Protomerit direkt anliegend. Protomerit glockenförmig. Deutomerit länglich; spitzt sich nach hinten zu. Kern oval; im hinteren Abschnitt des Deutomeriten gelegen; enthält neben Gruppen zusammengeballter Granula ein mittelgroßes Karyosom. Epicyt mäßig dick. Endoplasma alveolär, fein granuliert.

Eugregarina B
(Abb. 36 B)

Typuswirt: *Euchilotermes tensus* SILVESTRI
(Urwald von Banco)

Diagnose: LP: LT = 1: 4,7—1: 4,8. BP: BD = 1: 0,7. LT = 55,3—62,6 μm . LP = 11,7—13 μm . BP = 25—26,2 μm . LD = 43,6—51 μm . BD = 18,4—19,2 μm .

Der Epimerit besteht aus zwei fächerartigen Platten. Protomerit kuppelförmig, flach und viel breiter als hoch. Mäßige Einkerbung am Septum. Länglicher Deutomerit; verjüngt sich nur wenig gegen den Hinterpol. Kern relativ groß mit kleinem Karyosom und vereinzelt kleinen Chromatingranula. Endoplasma des Proto- und Deutomeriten alveolär; kann Bakterien enthalten. Epicyt unterschiedlich dick.

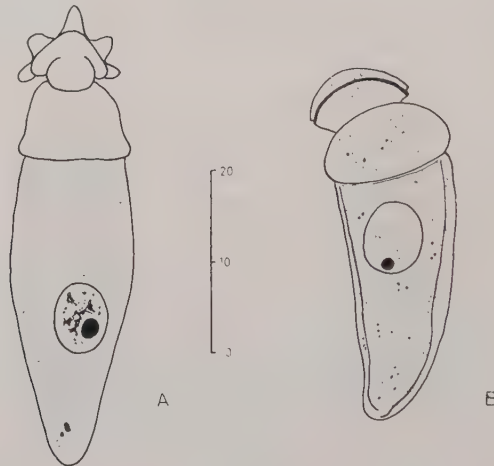


Abb. 36
A = Eugregarina A; B = Eugregarina B.
Vergrößerung: 1200 $\times$.

D. Ciliaten

a) Allgemeines

Ciliaten sind verglichen mit anderen Protozoengruppen selten Bewohner des Termitendarms. Nur 7 der untersuchten Wirte beherbergten Ciliaten, welche den Ordnungen *Trichostomatida*, *Peritrichida* und *Heterotrichida* angehören. Die systematische Einteilung wurde auf Grund des von CORLISS (1961) aufgestellten Systems vorgenommen.

b) Gattung *Nyctotherus* LEIDY

Die Nyctotheren werden zuerst besprochen, da sie die am häufigsten in Termiten lebenden Ciliaten verkörpern. Sie kommen als Darmbewohner in verschiedenen

Wirbeltieren und Wirbellosen vor. Bei Insekten finden wir sie in Vertretern der Orthoptera, Isoptera und Coleoptera. *Nyctotherus* wird systematisch von CORLISS in die Ordnung *Heterotrichida* STEIN und innerhalb dieser in die Familie der *Plagiotomidae* BÜTSCHLI eingeordnet. Die Plagiotomiden zeichnen sich durch ein subäquatorial liegendes Cytostom und auffällige Membranellen in der Mundzone aus. Die somatischen Cilien überdecken die gesamte Zelloberfläche in dichten Reihen.

Typisch für die Gattung *Nyctotherus* ist eine ventrale, adorale Membranellenzone. Die einzelnen Abschnitte dieses Mundtrichters werden in den Originalbeschreibungen unterschiedlich benannt. Ein breites Peristom, dessen Ränder betont asymmetrisch verlaufen, führt zu einem tief sich ins Endoplasma des Tieres einsenkenden Trichterhals, der als Vestibulum, Präoralhöhle oder Cytopharynx bezeichnet wird. ROSENBERG (1937) nimmt keine spezielle Gliederung vor und nennt den ganzen Mundtrichter Peristom. Nach den Untersuchungen von ENTZ (1913) an *N. piscicola* öffnet sich der mit Membranellen versehene Mundtrichter in ein Cytostom, an das sich der eigentliche Cytopharynx, ein unbewimperter, enger Kanal, anschließt. HIGGINS (1929) beschrieb bei *N. cordiformis* einen unterhalb des Mundtrichters verlaufenden Subpharyngealkanal, welcher am Ende der Membranellenzone in eine Ampulle mündet und als „continuation tube“ seinen Weg durch das Plasma fortsetzt. ROSENBERG deutet die „continuation tube“ als einen Teil des Neuromotoriums (postpharyngeales Bündel), wobei die einzelnen sehr dicht zusammenliegenden Fibrillen nicht unterscheidbar sind. KIRBY (1932) fand eine ähnliche Struktur bei *N. silvestrianus*, die er als „proximales Band“ beschreibt und als homolog der „continuation tube“ betrachtet. Nach ROSENBERG handelt es sich hier ebenfalls um die postpharyngealen Bündel des Neuromotoriums. Die komplizierten Verhältnisse der Mundapparatur bei Ciliaten werden von CORLISS (1959) in einer vergleichenden morphologischen Arbeit diskutiert. Seine Definitionen für *Nyctotherus* stimmen im übrigen mit den Bezeichnungen der klassischen Studien von ENTZ an *Nyctotherus piscicola* (1913) weitgehend überein. In unseren Untersuchungen haben wir in jedem Fall ein auf den Mundtrichter folgendes Gebilde festgestellt, von welchem wir jedoch nicht mit Sicherheit aussagen können, ob es sich um einen Cytopharynx oder um neuromotorische Fibrillen handelt. Typisch ist ebenfalls die am Hinterpol des Ciliaten gelegene, bewimperte Analröhre (eingestülptes Ektoplasma), welche die Cytopyge mit der pulsierenden Vakuole verbindet. Der Makronukleus kann durch ein Fibrillensystem, das ihm als eine Art Hängematte dient, im Endoplasma fixiert sein. Dieses Fibrillensystem wurde von GRASSÉ (1928) als Karyophor bezeichnet. GRASSÉ schlägt vor, alle *Nyctotheren*, welche eine solches Karyophor besitzen, als Genus *Nyctotherus* s. st. von denjenigen abzutrennen, die kein Karyophor haben und in der Untergattung *Nyctotheroides* zusammengefaßt werden (Typusart: *N. cordiformis* EHRENBERG).

Folgende Autoren vermitteln einen Überblick über die bis heute beschriebenen Arten: ENTZ (1913); BHATIA & GULATI (1927); GRASSÉ (1928); ZELIFF (1933); WICHTERMANN (1937) und DE PUYTORAC (1954). Es sind mehr als 50 verschiedene Arten bekannt.

Auch in anderen Insekten sind, wie schon erwähnt, Nyctotheren gefunden worden. *N. oralis* wurde im Darm von *Blatta orientalis*, *B. germanica*, *Periplaneta americana* und *Gryllotalpa vulgaris* nachgewiesen (LEIDY 1850). PINTO (1926) fand *N. buissoni* in mehreren Blattidenarten Brasiliens. Aus *Panesthia javanica* und *P. spadica* kennen wir *N. uichancoi* (KIDDER 1937). *N. hormeticae* lebt in der Schabe *Hormetica laeovigata* (CARINI 1935). *N. duboisii* kommt im Darm der Larven von *Oryctes nasicornis* (KÜNSTLER 1884) und *Cetonia aurata* (GRASSÉ 1928) vor, beides Vertreter der Scarabaeidae. *Osmoderma scabra*, ebenfalls ein Vertreter der Scarabaeidae beherbergt *N. osmodermæ* (ZELIFF 1933). *N. pintoï* wurde in *Stethorax ater* (Coleoptera) gefunden (CARINI 1933). In Wasserkäfern der Gattung *Hydrous* (*H. piceus*, *H. oistaceus*) kommt *N. gyoeryanus* (CLAPARÈDE & LACHMANN 1858) vor. *N. tipulae* lebt in der Rektalampulle der Larven von *Ctenophora elegans* (Tipulidae) (GRASSÉ 1928).

Aus Termiten sind bisher nur 2 Arten beschrieben worden:

N. termitis (DOBELL 1910) aus *Kaloterms militaris* und *N. silvestrianus* (KIRBY 1932) aus *Amitermes silvestrianus*, *A. minimus* und *A. emersoni*. GRASSÉ & NOÏROT (1959) bestätigen für die meisten Apicotermitinae (*Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Hoplognathotermes*, *Allognathotermes*, *Heimitermes*, *Corotermes*), für *Eutermellus bipartitus* und *Bellicositermes bellicosus* das Vorkommen von Nyctotheren. Genauere Beschreibungen liegen jedoch keine vor. Die von uns untersuchten Termitiden beherbergten insgesamt 6 Arten.

Nyctotherus macrotermis n. sp.

(Abb. 37C; 39C; 40)

Typuswirt: *Bellicositermes bellicosus* SMEATHMAN
(Savanne von Dabou)

Zusätzlicher Wirt: *Bellicositermes natalensis* HAVILAND
(Savanne von Dabou)

Diagnose: 59—86 μm (65 μm) lang; 39,5—75 μm (45 μm) breit.

Körpergestalt birnenförmig, wobei sich der vordere Teil des Tieres durch einen Absatz auf Höhe des Peristoms klar vom breiten, regelmäßig abgerundeten Hinterende absetzt. Dieser Einschnitt tritt besonders ventral in unmittelbarer Nähe des Schlundapparates hervor. Peristom beginnt ventral etwa auf halbem Weg zwischen Makronukleus und Vorderpol; zieht schräg, wenig gegen die Hauptachse gerichtet, nach hinten, ohne diese jedoch zu erreichen. Proximaler Teil des Mundtrichters eingekerbt. An dieser Stelle liegt gegenüber der Membranellen ein chromatisches Band. Am Ende des Mundtrichters setzt ein distal frei endigendes Kanälchen an; beginnt mit einer breiten Ampulle und verjüngt sich gegen das Ende zu immer mehr; endigt frei in un-

mittelbarer Nähe der kontraktile Vakuole. Membranellen in der Peristomgegend am längsten, etwas kürzer in der vor dem Kern liegenden Zone und im proximalen Abschnitt des Mundtrichters. Deutlich hervortretende Anallöhre; führt als dünner Kanal in eine permanent bei allen Formen vorhandene große Vakuole; die sehr wahrscheinlich als pulsierende Vakuole interpretiert werden muß. Cytopyge am Hinterpol; wenig neben die Körperachse verschoben. Somatische Cilien auf der Zelloberfläche in dichten Reihen angeordnet. Im alveolären Endoplasma oft mit Bakterien und Humus angefüllte Nahrungsvakuolen. Polyenergider, ovaler Makronukleus mit Karyophor; 17,4—29,5 μm (24 μm) lang; 12,5—20,1 μm (15 μm) breit. Enthält zahlreiche, stark basophile Kugeln unterschiedlicher Größe. Mikronukleus kleines, ei- oder kugelförmiges, sich einheitlich anfärbendes Bläschen; liegt meist auf der oralen Seite in engem Kontakt mit dem Makronukleus; relativ dicke Membran, welche mit dem Karyophor in Verbindung steht. Die nach der Peripherie ziehenden Fibrillen des Karyophors trennen eine von Plasmaeinschlüssen freie, pränukleare Zone ab. Eine Karyophorfibrille biegt vor dem Erreichen der Peripherie nach vorne und nach dorsal um und bildet eine Frontallamelle (gleich wie bei *N. haranti*, GRASSÉ 1928 und *N. silvestrianus*, KIRBY 1932). Diese vor der Frontallamina liegende Zone ist mit dicht gelagerten Granula angefüllt („Körnerfeld“). Cysten (Abb. 39C) kugelförmig, in älteren Stadien oval; Durchmesser: 23—27 μm . Mundtrichter erinnert bei jungen Formen an ein Balantidium. Kern kugelig; fast homogen; peripher gelegen. Karyophor verschwunden. Kleine, pulsierende Vakuole mit Anallöhre (in Rückbildung begriffen). Cystenwand ziemlich dick. Im Endoplasma gut färbbare, irreguläre Gebilde unbekannter Natur. Reifere Cysten (Abb. 39C; Nr. 2) ohne Mundtrichter. Kern hell. Zentral dunkel gefärbte, dichter strukturierte Zone. Peripher hellere, weniger dichte Zone. Diese wurde auch von LUCAS (1926) bei Cysten von *N. ovalis* festgestellt. Am Anapol Reste der pulsierenden Vakuole. Später verschwindet auch diese.

Das gegenüber den Membranellen dem Mundtrichter entlang ziehende chromatische Band ist demjenigen von *N. seinci* (DE PUYTORAC 1954) vergleichbar. Es dürfte ebenfalls dem v-förmigen Körper von *N. silvestrianus* (KIRBY 1932) homolog sein und steht vermutlich mit dem Neuromotorium in enger Beziehung.

Im Endoplasma kommen neben den Nahrungsvakuolen auch Anhäufungen von Bakterien vor, wie sie SASSUCHIN (1928) in einer Arbeit über Protozoenparasiten für *N. ovalis* beschreibt. Es handelt sich dabei um Ansammlungen granulärer Körperchen, die gruppenweise dicht zusammenliegen. Diese Bakterienhaufen können sich über beträchtliche Teile des Endoplasmas ausdehnen. Der Befall mit solchen Mikroorganismen ist nicht regelmäßig, was ihre Bedeutung als Symbionten unwahrscheinlich macht.

Das am Vorderpol des Ciliaten liegende „Körnerfeld“ wurde zuerst von STEIN (1867) beschrieben. GRASSÉ (1928) nimmt auf Grund spezifischer Färbung an, daß es sich um ein Depot von Glykogenkörnern handelt. Seine Dichte ist unterschiedlich. In einzelnen Exemplaren verteilen sich die Granula auf die gesamte pränukleare Zone.

Soweit die Beschreibungen der in Insekten und speziell in Termiten gefundenen Nyetotheren eine objektive Beurteilung gestatten, scheint diese Form weitgehend mit *N. silvestrianus* verwandt. Sie unterscheidet sich durch ihre stärker gedrungene Form, die Kerbe am Ende des Mundtrichters, die Struktur des hinter dem Mund-

trichter liegenden Kanales und durch das Vorkommen von Humus enthaltenden Nahrungsvakuolen. Vergleiche mit *N. termitis* (DOBELL 1910) sind schwierig, da jene nur unvollständig beschrieben wurde. Die Lage der adoralen Membranellenzone verläuft, wie aus DOBELLS Zeichnung hervorgeht, mehr in der Querrichtung als bei *N. macrotermitis*. Untersuchungen an *N. cordiformis* haben gezeigt, daß Körpergestalt und Mundtrichter variieren können (HIGGINS 1929). Zur Bestimmung solcher Variabilitäten ist allerdings ein umfangreicheres Material notwendig, als es uns zur Verfügung stand. Ich hatte Gelegenheit, diese Art im Lebendpräparat unter dem Mikroskop (Phasenkontrast) zu beobachten. Frisch dem Termitendarm entnommene

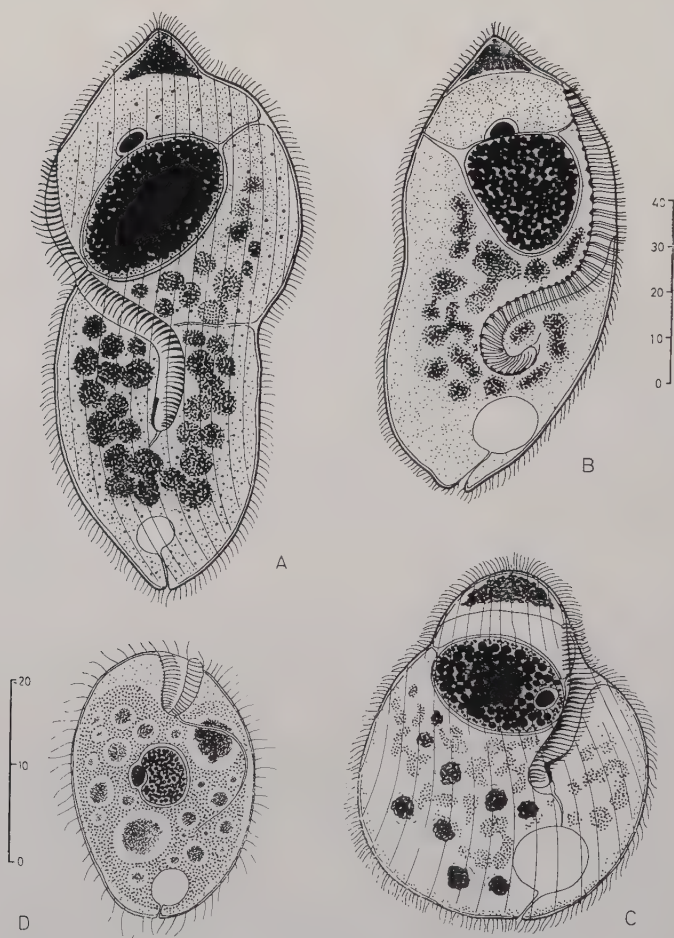


Abb. 37

A = *Nyctotherus ebriensis* n. sp.; B = *Nyctotherus basidentitermitis* n. sp.; C = *Nyctotherus macrotermitis* n. sp.; D = *Balantidium geigy* n. sp. Vergrößerung: A—C ca. 600 $\times$, D ca. 1200 $\times$.

Formen führen eine eigenartige Drehbewegung um einen am Hinterpol gelegenen Fixpunkt aus, wobei sie mit dem Vorderpol einen Kreis beschreiben. Nach einer gewissen Zeit setzt sich allgemein die normale Vorwärtsbewegung durch, bei welcher die Bewegungsrichtung etwa 40° nach links aus der Hauptachse des Tieres verschoben ist. Häufig konnte ich auch eine Rotation im Uhrzeigersinn um die eigene Achse feststellen. Alle diese Bewegungstypen wurden ebenfalls von ROSENBERG (1937) bei *N. hylae* beobachtet. Sie sind wahrscheinlich für sämtliche Nyctotheren typisch. Im Gegensatz zu ROSENBERG habe ich während der Rotationsbewegung nie einen Wechsel nach der dem Uhrzeiger entgegengesetzten Drehrichtung feststellen können.

Nyctotherus regalis n. sp.

(Abb. 38 u. 40)

Typuswirt: *Bellicositermes bellicosus* SMEATHMAN
(Savanne von Dabou)

Zusätzlicher Wirt: *Bellicositermes natalensis* HAVILAND
(Savanne von Dabou)

Diagnose: Eiförmig; Vorderpol hebt sich durch einen unauffälligen Knick etwas oberhalb des Kerns ab; $124,2\text{--}171\text{ }\mu\text{m}$ ($150\text{ }\mu\text{m}$) lang; $84,2\text{--}131,5\text{ }\mu\text{m}$ ($130\text{ }\mu\text{m}$) breit. Pellicula unregelmäßig dick. Adorale Membranellenzone beginnt weit vorne, auf Höhe der Frontallamelle, welche quer durch die pränukleare Zone zieht. Starke Asymmetrie der Peristomränder. Der Trichter senkt sich schräg nach innen und zieht dem Kern folgend bis kurz vor die Hauptachse des Zellkörpers. Er ist kurz und endet bereits über der Mittellinie. Das auf den Mundtrichter folgende Kanälchen (?) gleicht demjenigen von *N. macrotermidis*, bildet jedoch einen nach hinten geschwungenen, halbkreisförmigen Bogen. Dichte somatische Bewimperung; die einzelnen Wimpern sind verhältnismäßig kurz. Cytopyge liegt unmittelbar neben der Körperhauptachse. Gut sichtbare Analtöhre und pulsierende Vakuole. Viele Vakuolen mit Humus und anderen Nahrungspartikelchen; auch größere Holzsplitter werden aufgenommen. Plasma der pränuklearen Zone wabenartig wie bei *N. oralis* LEIDY. Makronukleus plan-konvex; flache Seite nach vorne gerichtet; $37,7\text{--}54,2\text{ }\mu\text{m}$ ($50\text{ }\mu\text{m}$) lang; $15,9\text{--}23,2\text{ }\mu\text{m}$ ($20\text{ }\mu\text{m}$) breit. Mikronukleus klebt an der oberen ventralen Kante des Makronukleus. Körnerfeld fehlt.

Normalerweise ernähren sich die Nyctotheren von Bakterien. Einzig bei *N. scinci* aus *Scincus scincus*, einer Eidechsenart, wurden Blutkörperchen im Endoplasma des Ciliaten nachgewiesen (DE PUYTORAC 1954). Ob Hämophagie bei dieser Art die Regel ist, ließ sich nicht mit Sicherheit nachprüfen, da nur ein einziges Wirtsindividuum untersucht wurde. Bei *N. regalis* liegt echte Xylophagie vor. Bisweilen enthält das Endoplasma ansehnliche Holzsplitter. Diese ragen auch in die pränukleare Zone. In Übereinstimmung mit GRASSÉ (1928) stellen wir darum fest, daß die Fibrillen des Karyophors kein Hindernis darstellen, wie dies von DE ZULUETA (1916) angenommen wurde. Dieser Autor vermutete auf Grund der verschiedenen Plasmastruktur in der pränuklearen Zone und im hinter dem Kern liegenden Ab-



Abb. 38. *Nyctotherus regalis* n. sp. Vergrößerung ca. 600 $\times$.

schnitt eine dem Septum polycystider Gregarinen vergleichbare Abtrennung. Gegen diese Auffassung spricht zudem die Tatsache, daß bei Arten ohne Karyophor Unterschiede im Plasma der beiden Zonen auftreten.

Nyctotherus ebriensis n. sp.

(Abb. 37A)

Typuswirt: *Allognathotermes hypogeus* SILVESTRI
(Presqu'île)

Diagnose: Unterscheidet sich deutlich von den anderen Arten durch eine Einschnürung auf Höhe des Peristoms. 121–134 μ m (125 μ m) lang; 45–70 μ m (55 μ m) breit. Die vordere Körperhälfte enthält den Kern und ist breiter als der hintere Abschnitt. Vorderpol endigt in einer zipfelmützenartig ausgezogenen Spitze. Adorale Membranellenzone beginnt etwa auf Höhe des vorderen Kernrandes, biegt dann in einem Winkel von 45° schräg unterhalb des Kerns nach innen, zieht zur Hauptachse und verläuft schließlich dieser entlang bis zur Mitte der hinteren Körperhälfte. Vom Cytopharynx ist nur ein ganz kurzes Stückchen zu sehen. Endoplasma enthält vier-

kugelige Bakterienanhäufungen; außerdem regelmäßig verteilte Körner unbekannter Natur. Relativ breite, fein granulierte Ektoplasmaschicht. Die Cytopyge öffnet sich genau in der Hauptachse an der äußersten Spitze des Hinterpols. Körnerfeld in der Ausstülpung des Vorderpols. Makronukleus oval; $30\text{--}35\text{ }\mu\text{m}$ lang; $21\text{--}25\text{ }\mu\text{m}$ breit; wird von einem Karyophor gestützt. Mikronukleus liegt an der Vorderfront des Kerns. Prä nukleare Zone ohne besondere Plasmastruktur.

Eine typische Einschnürung des Zellkörpers ist auch *N. gyoeryanus* eigen (GRASSÉ 1928); diese liegt im Unterschied zu der oben beschriebenen Art auf Kernhöhe.

Nyctotherus basidentitermitis n. sp.

(Abb. 37 B)

Typuswirt: *Basidentitermes mactus* SJÖSTEDT

(Urwald von Banco)

Diagnose: Längliche Körperform; an beiden Enden spitz auslaufend. Zellkörper etwa in der Mitte einseitig leicht eingedellt. $85\text{--}120\text{ }\mu\text{m}$ ($90\text{ }\mu\text{m}$) lang; $40,3\text{--}47\text{ }\mu\text{m}$ ($45\text{ }\mu\text{m}$) breit. Mundtrichter beginnt zwischen Kern und Vorderpol; ausgedehntes Peristom; enger, langer Trichterhals, einem Fragezeichen vergleichbar, dringt tief in den Zellkörper ein. Die Fixierung bewirkt bei einzelnen Individuen eine Aufteilung der Membranellen in 3 Wimpern; gemeinsames, halbmondförmiges Basalkorn. Cytopharynx nur anfänglich ein kurzes Stück identifizierbar. Auffällige Cytopyge mit vorgewölbten Rändern. Endoplasma zentral grob granuliert; peripher feiner. In der zentralen Zone häufig Ansammlungen von Bakterien (wie bei *N. macrotermitis*). Makronukleus mit Karyophor; meist oval und vorne stark abgeplattet; $25,7\text{--}35\text{ }\mu\text{m}$ ($30\text{ }\mu\text{m}$) lang; $17\text{--}29,5\text{ }\mu\text{m}$ ($20\text{ }\mu\text{m}$) breit; an seiner Frontalseite klebt der Mikronukleus. Endoplasma der prä nuklearen Zone unterscheidet sich nicht vom übrigen Endoplasma, abgesehen davon, daß keine Einschlüsse vorhanden sind. Frontallamina trennt an der Spitze des Vorderpols ein Körnerfeld ab; dichter Haufen länglicher, verschlungener Stäbchen, die sich von den Granula des Körnerfeldes in *N. silvestrianus* klar unterscheiden.

Nyctotherus (Nyctotheroides) paeninsulae n. sp.

(Abb. 39 B)

Typuswirt: *Allognathotermes hypogeus* SILVESTRI

(Presque'île)

Diagnose: Mandelförmiger Zellkörper auf Höhe der Frontallamina eingeknickt. $86,5\text{--}144,6\text{ }\mu\text{m}$ ($125\text{ }\mu\text{m}$) lang; $60\text{--}80,2\text{ }\mu\text{m}$ ($70\text{ }\mu\text{m}$) breit. Vorder- und Hinterpol abgerundet. Adorale Membranellenzone beginnt schon kurz unterhalb der Vorderspitze; Peristom betont asymmetrisch; Mundtrichter biegt erst unterhalb des Kernes etwa in der Mitte des Zellkörpers nach innen; zieht über die Mittellinie hinaus, ohne die Hauptachse zu erreichen. Präoralhöhle biegt proximal (ampullenförmige Erweiterung) nach außen um, jedoch nicht so deutlich wie bei *N. basidentitermitis*. Ösophag beschreibt einen nach vorne gerichteten Bogen; verglichen mit anderen Arten ist er sehr lang. Am Hinterpol unauffällige Cytopyge; liegt ziemlich genau in der Hauptachse. Endoplasma alveolär; große Bakterienanhäufungen; stäbchenförmige Bakterien werden auch einzeln angetroffen. Makronukleus oval; $30\text{--}44,5\text{ }\mu\text{m}$ ($40\text{ }\mu\text{m}$) lang; $16\text{--}25,2\text{ }\mu\text{m}$ ($20\text{ }\mu\text{m}$) breit. Der Mikronukleus konnte nicht identifiziert werden. Karyophor fehlt. Trotzdem ist das von einer Frontallamina abgetrennte Endoplasma vor dem Kern anders strukturiert (wabenartig wie bei *N. regalis*). Nahrungsvakuolen fehlen.

Nyctotherus sp.

(Abb. 39A)

Typuswirt: *Cubitermes* sp.

(Urwald von Bouaflé)

Diagnose: Die systematische Stellung dieser Art kann nicht ermittelt werden, da auf Grund von zwei Exemplaren keine genügende Vergleichsmöglichkeit mit anderen *Nyctotheren* vorliegt. Zellkörper schmal, länglich, an beiden Enden leicht zugespitzt; $71 \times 145 \mu\text{m}$ und $46 \times 103 \mu\text{m}$. Adorale Membranellenzone beginnt mit einem stark asymmetrischen und sich weit öffnenden Peristom. Dieses geht in einen schräg nach innen ziehenden, bis über die Hauptachse reichenden Trichterhals über. Lage der Cytopyge nicht bekannt. Im Endoplasma Anhäufungen von Bakterien. Daneben auch kleine, stark basophile Körner. Makronukleus nierenförmig mit Karyophor; $24 \times 47,5 \mu\text{m}$ und $13 \times 35 \mu\text{m}$. An seiner Vorderfront klebt der Mikronukleus. Im vordersten Abschnitt des Ciliaten typisches Körnerfeld.

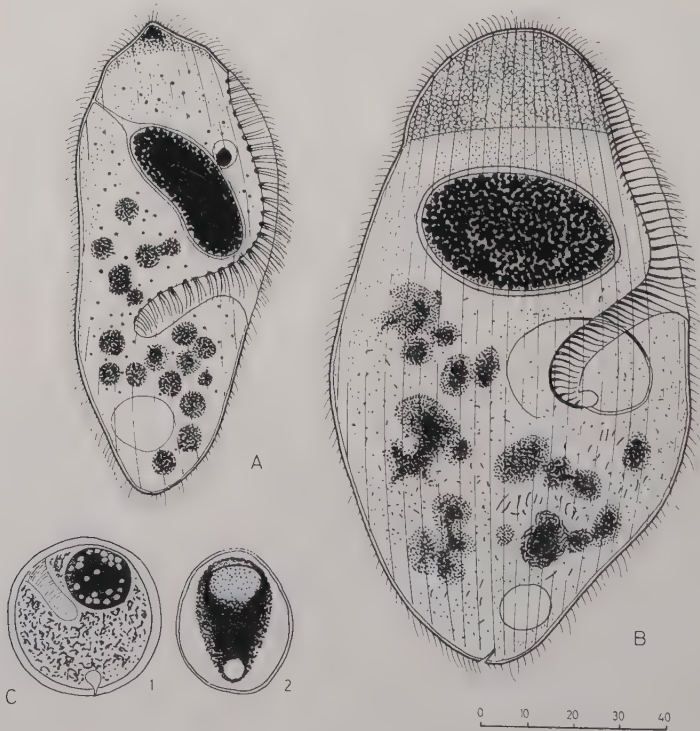


Abb. 39

A = *Nyctotherus* sp.; B = *Nyctotherus* (*Nyctotheroides*) *paeninsulae* n. sp.; C = Cysten von *Nyctotherus macrotermitis* n. sp. Vergrößerung: A, B ca. $600\times$, C ca. $1200\times$.

e) Gattung *Balantidium* CLAPARÈDE & LACHMANN

Gleich wie die Nyctotheren parasitieren die Balantidien im Darm sowohl von Wirbeltieren als auch von Wirbellosen. Bisher sind aus Insekten nur wenige Arten bekannt. GHOSH (1922) fand *Balantidium blattarum* und *B. ovatum* in *Blatta americana*. Aus dem Coelom einer Mückenart, *Culicoides peregrinus*, beschrieb der gleiche Autor *B. knowlesii* (GHOSH 1925). In einer weiteren Schabenart, *Blatta orientalis*, lebt *B. praenucleatum* (KUDO & MEGLITSCH 1938). Das hier beschriebene *B. geigy* ist die erste in einer Termite gefundene Balantidienart.

Balantidium geigy n. sp.¹⁾

(Abb. 37D)

Typuswirt: *Anoplotermes* sp.

(Urwald von Banco)

Diagnose: Oval, birnenförmig oder fast kugelförmig. Auffällig klein; $16,5\text{--}30\text{ }\mu\text{m}$ ($20\text{ }\mu\text{m}$) lang; $10\text{--}25\text{ }\mu\text{m}$ ($17\text{ }\mu\text{m}$) breit. Verhältnismäßig lange Körpercilien. Peristom klein; mißt weniger als ein Viertel der Gesamtlänge; liegt am Vorderpol, wenig neben der Körperhauptachse und zieht medianwärts nach hinten. Breite Peristomränder. Adorale Membranellenzone beginnt links vom Trichter, umfaßt den Peristomrand und zieht an der linken Wand bis zum Cytostom herab. Am

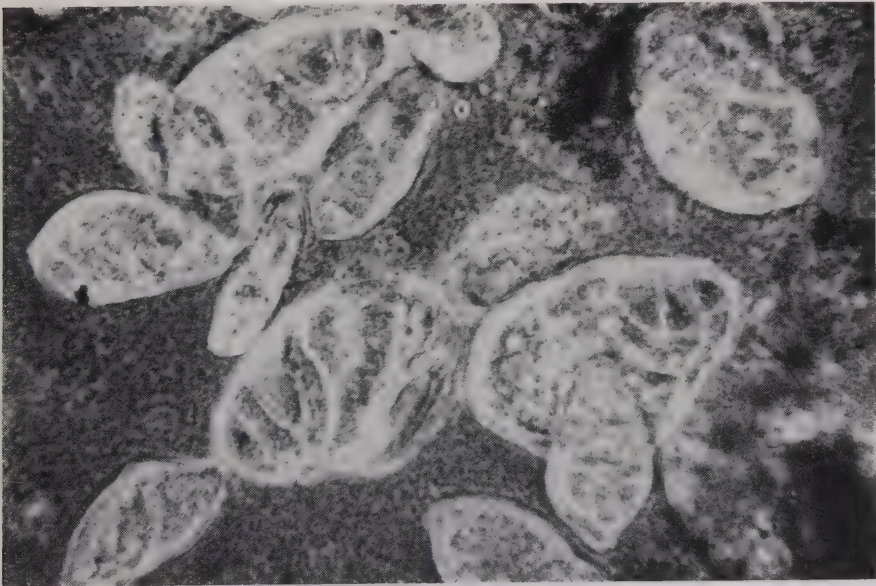


Abb. 40. Nyctotheren in *Bellicositermes natalensis*. Lebendaufnahme (Phasenkontrast). Vergrößerung ca. $250\times$.

1) Diese neue Species ist in Dankbarkeit meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. GEIGY (Schweiz. Tropeninstitut, Basel), gewidmet.

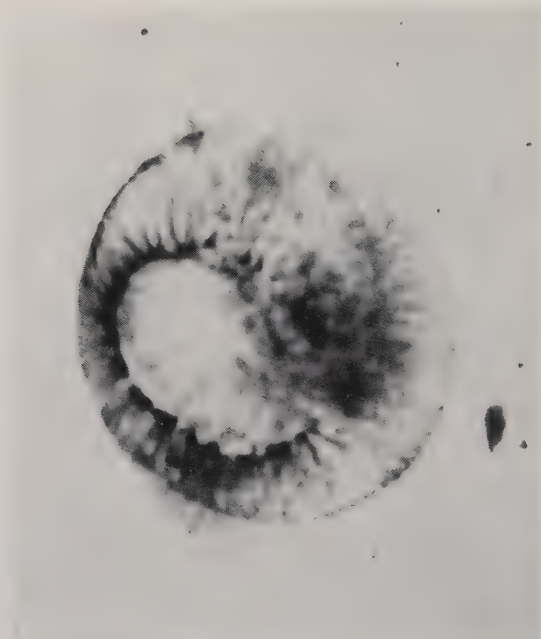


Abb. 41. Sessiles Stadium eines peritrichen Ciliaten aus *Anoplotermes* sp. Vergrößerung ca. $1250\times$.

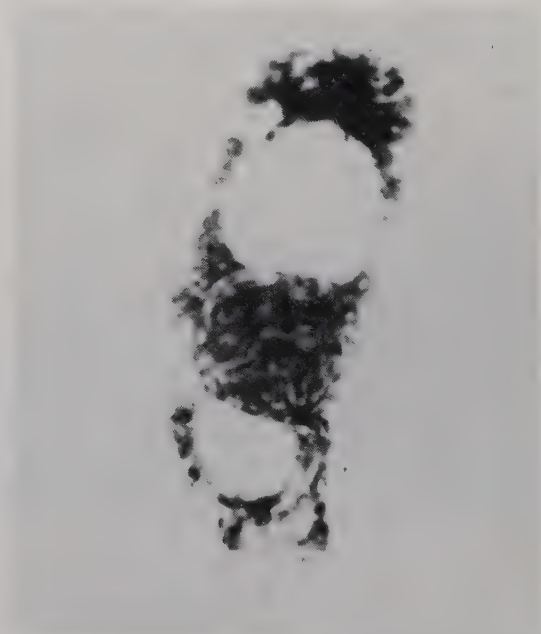


Abb. 42. Schwärmer eines peritrichen Ciliaten aus *Anoplotermes* sp. Vergrößerung ca. $1250\times$.

rechten Peristomrand undulierende Membran. Cytopharynx lang, biegt bogenförmig gegen die Peripherie und dann zur Zellmitte um. Endoplasma dicht granulär mit vielen Vakuolen. Diese enthalten Humus. Makronukleus kugelförmig bis oval; $4-6\mu\text{m}$ ($5\mu\text{m}$); bildet eine Grube, in welcher der Mikronukleus eingebettet ist. Makro- und Mikronukleus sind von einer gemeinsamen Zellmembran umgeben. Am Hinterpol keine Cytopyge, von der eine kurze Analröhre in eine deutlich abgehobene kontraktile Vakuole führt.

d) Peritriche Ciliaten

Bei mehreren Termiten der Gruppe *Apicotermitinae* (*Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Trichotermes*) kommt regelmäßig ein peritricher Ciliat vor, welcher von NOÏROT und NOÏROT-TIMOTHÉE (1959) als *Termitophrya africana* aus *Jugositermes tuberculatus* EMERSON, beschrieben worden ist. Es handelt sich um eine überaus spezialisierte Art, deren phylogenetische Entwicklung sich wahrscheinlich parallel mit derjenigen



Abb. 43. Peritriche Ciliaten aus *Pericapritermes urgens* und *Anoplotermes* sp. Vergrößerung ca. $600\times$.

der *Apicotermitinae* vollzogen hat. Die Dichte und Regelmäßigkeit ihres Auftretens in der hintersten Enddarmblase, sowie die Tatsache, daß sie Humus aufnehmen, führt zur Vermutung, daß wir es mit einer echten Symbiose zu tun haben. Bei den von uns studierten Termiten fanden wir *Termitophrya* in *Pericapritermes urgens* SILVESTRI und *Anoplotermes* sp., beide aus dem Urwald von Banco. Allerdings sind die Extensität und Intensität des Befalls bei diesen zwei Gattungen viel geringer als bei den *Apicotermitinae*. Es dürfte sich um eine Sekundäradaptation handeln, die durch gleiche Ernährung und gleiches Biotop zustande gekommen ist. Neben einigen eindeutig dieser Gattung angehörenden Ciliaten kommen Formen vor, die einerseits Entwicklungsstadien, andererseits aber auch neue Arten darstellen könnten. Bevor wir auf diese eingehen, wollen wir uns über die systematische Stellung von *Termitophrya* Rechenschaft ablegen.

Sie wird von CORLISS (1961) in die Familie der *Scyphidiidae* eingeordnet. Diese gehört zu den *Sessilina*, deren Vertreter meist auf Wassertieren oder Pflanzen fest-sitzen und nur vorübergehend freischwimmende Schwärmerformen („Telotroch“-Stadien) ausbilden, wobei ein zusätzlicher aboraler Wimperkranz aufgebaut wird. Bei den *Mobilina* ist diese hintere Wimperzone dauernd vorhanden. Auch eine Übergangsform, bei der das sessile Stadium ebenfalls einen aboralen Wimperkranz trägt, kommt vor (*Ambiphrya miri*, RAABE 1951). Beim Übergang zur mobilen Phase dieser Art wird die unterhalb des Wimperkranzes liegende Zone eingezogen. Vergleichend morphologische Studien an Scyphidiiden haben gezeigt, daß der Scopula besondere Bedeutung zukommt. FAURÉ-FREMIET (1910) definiert die Scopula als Garnitur unbeweglicher Cilien oder Stäbchen, welche den aboralen Pol auskleiden. Bei Formen ohne Stolon bildet sie das Festhalteorganell aus; bei gestielten Arten liefert sie die Matrix des Stolons. Die Haftscheibe der *Mobilina* wird als homolog der Scopula betrachtet. Typische Scyphidiiden besitzen kein Stolon, dafür aber eine Art Saugnapf (*Scyphidia physarum*, *Scyphidia littorinae*). Auch die von NOIROT und NOIROT-TIMOTHÉE beschriebenen Formen von *Termitophrya africana* sind ihrer Körpergestalt nach typische Vertreter dieser Familie. Sie heften sich mit einem aboral gelegenen Saugnapf am Darmepithel des Wirtes fest. Das nur spärlich entwickelte orale Cilienbüschel wird meist in eine Art Kammer zurückgezogen (Abb. 44; Nr. 1 u. 2). Was die Beschreibung der anderen Zellstrukturen angeht, so können wir auf die Originalarbeit verweisen. Es kann vorläufig nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, ob die in unseren Termiten gefundenen Exemplare wirklich zu *T. africana* gehören, oder ob sie eine besondere Art dieser Gattung darstellen. Die in *Jugositermes* lebenden Ciliaten sind 110–200 μm lang und 38–63 μm breit, währenddem unsere Exemplare nur 65–100 μm lang und 17–35 μm breit, also deutlich kleiner sind. Auch enzystierte Formen wurden angetroffen. Die abgerundete Cyste ist mit einem hutartigen Deckel versehen (Abb. 44; Nr. 3) und mißt ohne den Deckel durchschnittlich 45 μm .

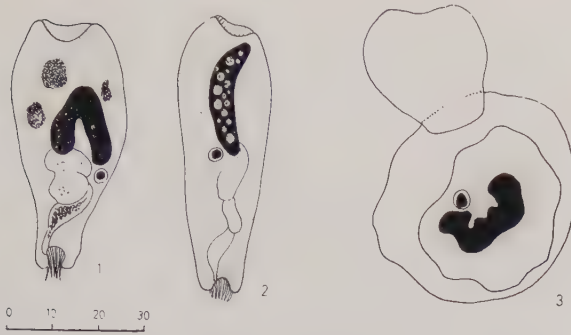


Abb. 44. *Termitophrya africana* (?) aus *Pericapritermes urgens*. 3 = Cyste.
Vergrößerung ca. 600×.

Neben typischen *Termitophrya* wurden jedoch, wie schon erwähnt, andere Formen angetroffen. NOIROT und NOIROT-TIMOTHÉE betonen, daß der allgemeine Habitus von Individuum zu Individuum merklich variieren kann. Ich habe Formen gefunden, die eine Scopula besitzen, welche derjenigen von *Scyphidia physarum* LADUX gleicht (Abb. 43: Nr. 4—6). Von einem siderophilen Ring strahlen regelmäßig verlaufende Fibrillen aus. Bei stark kontrahierten Exemplaren wird die Cuticula aufgefaltet und bildet feine, nahe beisammenliegende Wülste, die als Querstreifung in Erscheinung treten (Abb. 43: Nr. 3 u. 4). Auf Grund des deutlich vorstehenden Saugnapfes und des oralen Cilienbüschels glaube ich, daß auch diese Exemplare den *Termitophrya* zugeordnet werden müssen. Wie steht es aber mit den gestielten Formen und den freischwimmenden Tieren, die eine völlig andere Mundbewimperung aufweisen? (Abb. 42 u. 43; Nr. 1—2.)

Fingerartige Ausstülpungen der Scopula sind von Vertretern der Gattung *Scyphidia* (*Scyphidia acanthoclini*, LAIRD 1953) und von *Calipera longipes*, sowie von *Ellobiophrya donacis* (CHATTON & LWOFF 1929) bekannt. Alle leben als Kiemenparasiten in Fischen. *Ellobiophrya* besitzt zwei fingerförmige Fortsätze, deren Enden mit je einem Saugnapf bewaffnet sind. Diese vereinigen sich und bilden eine Art Aufhänger, mit welchem sich das Tier an den Kiemenblättchen des Wirtes befestigt. Sie sind der Scopula der *Scyphidia*-Arten homolog. Auch das Stolon unserer Termitenart dürfte solchen Fortsätzen homolog sein (Abb. 43; Nr. 1). Ob die Verbreiterung am Ende des Stieles ein Saugnapf ist, konnte nicht festgestellt werden. Das Tier scheint sich fest im Darmepithel zu verankern, denn auf Ausstrichpräparaten waren die Stolone meist zerrissen. Die Wimpern des Peristomfeldes dieser sessilen Form verlaufen in einer links gewundenen Spirale ($1\frac{1}{4}$ Umdrehungen) zum Vestibulum. Vom Peristomsaum gehen radiär verlaufende Fibrillen aus. Diese gleichen den Fibrillen der Scopula von *Termitophrya*, dürften jedoch nicht mit diesen homologisiert werden, da sie am entgegengesetzten Körperpol liegen. Bei stark kontrahierten

Individuen kann der Peristomsaum, ein ringförmiger Wulst, über dem Peristom und der adoralen Zone wie ein Sphinkter zusammengezogen werden. Auch freischwimmende Exemplare kommen vor. Diese zeigen aber keine aborale Bewimperung und unterscheiden sich beträchtlich von den „Telotroch“-Schwärmern der oben erwähnten Fischparasiten (Abb. 42 u. 43 [2]). Wir haben auch eine Schwärmerform gefunden, deren Kern wahrscheinlich eine Teilungsphase durchläuft (Abb. 42). Ich glaube nicht, daß sowohl die gestielten Exemplare als auch die Schwärmer mit *Termitophrya* gleichgesetzt werden dürfen. Möglicherweise sind sie in einer besonderen Gattung der *Scyphidiidae* zusammenzufassen. Vorläufig kann auf Grund des nur sehr bescheidenen Materials nicht mehr über diese interessante Ciliatengruppe ausgesagt werden. Anlässlich einer Besprechung mit Herrn Prof. NOÏROT haben wir erfahren, daß zur Zeit eine genauere Untersuchung dieser Termitenciliaten im Gange ist, wobei auch das Elektronenmikroskop neue, wertvolle Erkenntnisse liefern wird.

2. Verteilungsmuster der Darmprotozoen höherer Termiten

a) Allgemeines zur Wechselbeziehung zwischen Darmprotozoen und höheren Termiten

Äußerliches Kennzeichen einer typischen Endosymbiose ist die Regelmäßigkeit, mit welcher der Symbiont im Wirt angetroffen wird. Dazu kommt ein spezifischer Mechanismus, der die sichere Übertragung der Symbionten auf die Nachkommen garantiert, wie z. B. bei der Flagellatensymbiose der niederen Termiten. In diesem Falle enthalten die geflügelten Geschlechtstiere beim Verlassen des alten Nestes die symbiontischen Protozoenarten und geben diese in Form von anal austretender Darmflüssigkeit an die Jungtiere der neuen Kolonie weiter. Dort finden Hyper- und Polymastiginen im Darm ihres Wirtes Unterkunft und Nahrung. Wie verschiedene Untersuchungen ergeben haben (CLEVELAND 1924—28; HUNGATE 1939; GRASSÉ 1952 u. a.), sind diese Protozoen für ihren Wirt lebensnotwendig. Sie spalten den Hauptnahrungsbestandteil Zellulose und liefern der Termiten wertvolle Metaboliten, deren chemische Natur nicht genau bekannt ist. Weder können die Flagellaten ohne die Termiten, noch die Termiten ohne ihre Flagellaten bestehen. Defaunierte Tiere verhungern, da sie nicht selbst in der Lage sind, ihre Nahrung aufzuschließen. Von ganz entscheidender Bedeutung, und damit kommen wir auf die oben erwähnten speziellen Instinkte zu sprechen, ist die Gewohnheit, die aus dem Anus von Artgenossen austretenden Flüssigkeitströpfchen des Gärkammerinhaltes aufzusaugen. Jungtiere, die von erwachsenen Arbeitern aufgezogen werden, ernähren sich ausschließlich auf diese Art. Es liegt auf der Hand, daß neben der Aufnahme von Nährstoffen die Bedeutung dieser Handlung in der Infektion oder Neuinfektion mit Flagellaten nach jeder Häutung liegt. Bei der Gründung frischer Kolonien werden die Darmsymbionten, wie schon erwähnt, von den Geschlechtstieren mitgenommen.

Für höhere Termiten gelten grundlegend andere Verhältnisse. Als Symbionten im obigen Sinne kommen theoretisch holz- oder humusfressende Amöben und Ciliaten in Frage. Schon ein Blick auf Tabelle 1 und Abb. 45 zeigt, daß die Extensität, insbesondere aber die Intensität der meisten Infektionen so niedrig ist, daß kaum eine Symbiose vorliegen dürfte. Die Extensität erreicht nur bei *Endamoeba iusta*, einer kleinen, bakteriophagen Amöbe aus *Cubitermes* 89 %. Auch scheint ein Austausch vom Enddarminhalt zwischen Artgenossen, soweit dies bis heute beobachtet wurde, nicht vorzukommen. Histologische Untersuchungen des Darminhaltes ausflugsbereiter Geschlechtstiere der Gattung *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT ergaben einen protozoenfreien Darm. Die Infektion der Individuen einer neuen Kolonie ist also dem Zufall überlassen, was bei der hohen Populationsdichte in den Tropen natürlich ohne weiteres möglich ist. Das zu diesem Zweck in BOUIN fixierte Material wurde mir freundlicherweise von Herrn Prof. NOIROT, Université de Dijon, überlassen, wofür ich ihm an dieser Stelle herzlich danke.

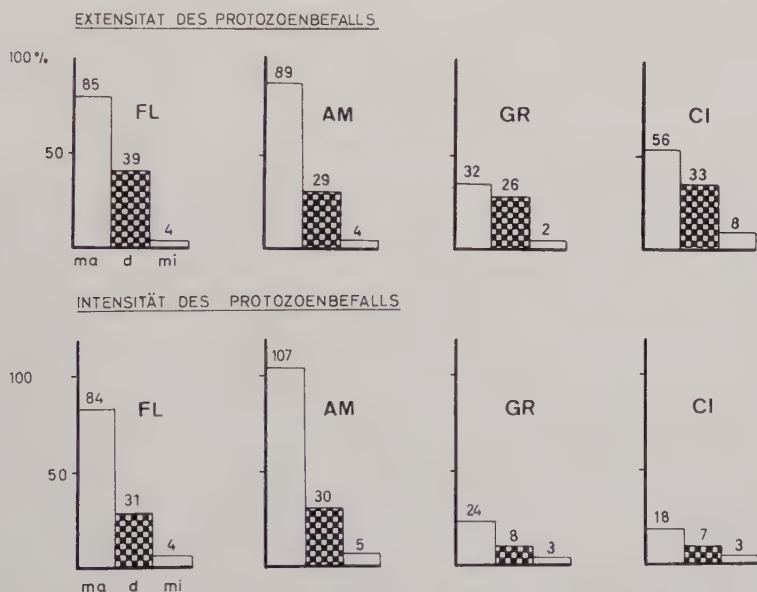


Abb. 45. Extensität und Intensität des Protozoenbefalls.

FL = Flagellaten; AM = Amöben; GR = Gregarinen; CI = Ciliaten; ma = Maximum; d = Durchschnitt; mi = Minimum.

Bei höheren Termiten kann keine Symbiose mit Protozoen angenommen werden. Auf den von NOIROT und NOIROT-TIMOTHÉE gefundenen Sonderfall von *Termitophrya africana* bei den *Apicotermitinae* brauche ich hier nicht mehr einzugehen.

Wir haben ihn im Kapitel über peritriche Ciliaten bereits besprochen. Auch diese postulierte Symbiose müßte erst experimentell bewiesen werden.

Es wäre bestimmt nicht falsch, die Beziehungen zwischen Darmprotozoen und höheren Termiten als Kommensalismus schlechthin im Sinne einer Nahrungsgemeinschaft ohne engere Beziehung zu kennzeichnen. Dieser Begriff sagt in Wirklichkeit nichts Neues aus, da er keine Lebensgemeinschaft definiert, sondern lediglich eine besondere Ernährungsweise umschreibt.

Wenn wir jedoch das Nutzen-Schaden-Prinzip zugunsten einer ökologischen Definition auswechseln, dann ergeben sich interessante Aspekte. Ökologisch gesehen sind die Darmprotozoen Organismen, auf welche der Wirtskörper als Milieu erster Ordnung, das Biotop des Wirtes als Milieu zweiter Ordnung einwirken („loi du double biotope“, THÉODORIDÈS 1954). Unter diesem Aspekt wollen wir uns die folgenden Fragen stellen:

1. Welche Faktoren können die Zusammensetzung der Protozoenfauna im Darm der von uns untersuchten Termiten beeinflussen?
2. Lassen sich Ergebnisse für einzelne solcher Faktoren in sinnvoller Weise kombinieren?
3. Besteht in ihrer Bedeutung eine Rangordnung?

Der Übersicht halber werden die einzelnen Faktoren in Gruppen aufgeteilt, wobei wir uns jedoch bewußt sind, daß sie nur durch ihr gemeinsames Wirken für die bestehenden Verhältnisse verantwortlich gemacht werden können.

Tabelle 1 Faunenliste. Extensität und Intensität des Befalls

In der Tabelle werden folgende Abkürzungen verwendet:

Ext. % = Extensität des Befalls in Prozent:
mit Protozoen infizierte Termiten in einer Population ($n = 100-200$)Int. max. = Intensität des Befalls:
maximale Protozoenzahl pro Wirt ($n = 10-20$)

Wirt	Protozoenart	Ext. %	Int. max.
AMITERMITINAE			
<i>Anoplotermes</i> sp.			
(Urwald von Banco)			
	<i>Balantidium geigy</i>	56	18
	<i>Termitophrya</i> sp.	43	13
	<i>Gregarina</i> sp. 12	32	16
	<i>Gregarina bancoi</i>	16	12
	<i>Gregarina</i> sp. 2	6	8
TERMITINAE			
<i>Thoracotermes macrothorax</i>			
(Urwald von Banco)			
	<i>Endamoeba thoracotermis</i>	68	97
	<i>Endamoeba disparata</i>	40	23
	<i>Gregarina bancoi</i>	19	13
	<i>Gregarina thoracotermis</i>	18	24
	<i>Endamoeba solitaria</i>	17	9
	<i>Endamoeba lutea</i>	9	5
<i>Allognathotermes hypogeus</i>			
(Presqu'île)			
	<i>Nyctotherus ebriensis</i>	27	6
	<i>Nyctotherus</i> (<i>Nyctotheroides</i>) <i>paensinsulae</i>	17	4
	<i>Endamoeba perforata</i>	16	14
	<i>Gregarina cucumiformis</i>	14	6
	<i>Gregarina bancoi</i>	9	3
	<i>Gregarina</i> sp. 10		Einzelfall
	<i>Gregarina</i> sp. 11		Einzelfall
<i>Euchilotermes tensus</i>			
(Urwald von Banco)			
	<i>Trichomonas</i> sp. 1	56	44
	<i>Endamoeba perforata</i>	26	21
	<i>Endamoeba disparata</i>	19	13
	<i>Endamoeba gigantea</i>	19	12
	Unbestimmbarer Actinocephalide	12	13
	<i>Gregarina</i> sp. 19	11	12
	<i>Eugregarina</i> B	9	5
	<i>Steinina</i> sp. 2	7	3

Wirt	Protozoenart	Ext. %	Int. max.
<i>Ophiotermes grandilabius</i> (Urwald von Banco)			
	Trichomonas sp. 1	85	79
	Endamoeba ophiotermitis	63	38
	Endamoeba disparata	9	6
	Endamoeba lusca	8	7
	Gregarina sp. 20	6	3
	Chilomastix sp.	4	12
	Eugregarina A	2	5
<i>Cubitermes fungifaber</i> (Urwald von Banco)			
	Endamoeba iusta	89	87
	Endolimax goliath	31	27
	Endamoeba lutea	27	18
	Trichomonas sp. 1	23	16
	Gregarina sp. 9	14,7	11
	Gregarina sp. 12	8	5
	Gregarina sp. 1		Einzelfall
	Gregarina sp. 18		Einzelfall
<i>Cubitermes subcrenulatus</i> (Savanne von Dabou)			
	Trichomonas sp. 1	80	74
	Endamoeba dabouensis	34	42
	Endamoeba globosa	28	19
	Endamoeba lutea	27	24
	Endamoeba perforata	11	28
	Chilomastix sp.	8	7
	Gregarina sp. 15	3	8
<i>Cubitermes sp.</i> (Savanne von Dabou)			
	Endamoeba iusta	56	97
	Endolimax goliath	56	30
	Trichomonas sp. 1	43	38
	Endamoeba cubitermitis	40	10
	Chilomastix sp.	7	4
	Gregarina sp. 6		Einzelfall
<i>Cubitermes sp.</i> (Urwald von Bouaflé)			
	Trichomonas sp. 1	75	67
	Endamoeba iusta	56	107
	Endolimax goliath	33	27
	Endamoeba cubitermitis	20	16
	Gregarina bandamaensis	12	4
	Nyctotherus sp.	8	3
	Gregarina sp. 17	2	6

Wirt	Protozoenart	Ext. %	Int. max.
<i>Cubitermes</i> sp. (Savanne von Kokondekro)			
	<i>Endamoeba iusta</i>	89	102
	<i>Trichomonas</i> sp. 1	74	27
	<i>Endolimax goliath</i>	42	79
	<i>Endamoeba</i> sp. 6	17	12
<i>Procubitermes sjöstedti</i> (Urwald von Banco)			
	<i>Trichomonas</i> sp. 2	66	32
	<i>Gregarina</i> sp. 3	23	9
	<i>Gregarina</i> sp. 15	23	12
	<i>Endamoeba iusta</i>	17	19
	<i>Endamoeba disparata</i>	17	20
	<i>Endamoeba magnipes</i>	11	8
	<i>Chilomastix</i> sp.	4	7
	<i>Gregarina</i> sp. 14		Einzelfall
<i>Procubitermes sjöstedti</i> (Savanne von Kokondekro)			
	<i>Trichomonas</i> sp. 2	78	84
	<i>Endolimax pseudonana</i>	24	33
	<i>Gregarina</i> sp. 13	17	8
	<i>Chilomastix</i> sp.	10	11
	<i>Endamoeba magnipes</i>	8	5
	<i>Gregarina</i> sp. 7	4	3
	<i>Gregarina</i> sp. 4		Einzelfall
<i>Basidentitermes nactus</i> (Urwald von Banco)			
	<i>Nyetotherus basidentitermitis</i>	50	8
	<i>Trichomonas</i> sp. 1	24	20
	<i>Endamoeba undosa</i>	23	19
	<i>Endamoeba perforata</i>	19	15
<i>Orthotermes depressifrons</i> (Urwald von Banco)			
	<i>Trichomonas</i> sp. 1	32	18
<i>Termes hospes</i> (C. S. R. S. Ebrié-Lagune)			
	<i>Endamoeba disparata</i>	20	17
<i>Pericapritermes urgens</i> (Urwald von Banco)			
	<i>Termitophrya</i> sp.	16	7
	<i>Gregarina bancoï</i>	14	5
<i>Noditermes curvatus</i> (Savanne von Kokondekro)			
	<i>Trichomonas</i> sp. 2	50	30
	<i>Endamoeba lutea</i>	18	22

Wirt	Protozoenart	Ext. %	Inf. max.
MACROTERMITINAE			
<i>Bellicositermes natalensis</i> (Savanne von Dabou)			
	Nyctotherus macrotermitis	45	7
	Nyctotherus regalis	39	4
	Endamoeba macrotermitis	23	12
	Gregarina sp. 16	4	16
<i>Bellicositermes bellicosus</i> (Savanne von Dabou)			
	Nyctotherus macrotermitis	39	10
	Nyctotherus regalis	28	5
<i>Macrotermes ivoriensis</i> (Urwald von Banco)			
	Endamoeba macrotermitis	22	16
NASUTITERMITINAE			
<i>Mimeuterms giffardi</i> (Urwald von Banco)			
	Endamoeba minuta	33	34
	Endolimax subtilis	28	24
	Retortamonas sp.	23	13
	Monocercomonas mimeutermitis	15	8
	Endamoeba undosa	8	12
	Steinina sp. 1	4	7

b) Einfluß der Nahrung

Bei allen Fragen, welche die Verbreitung der Wirte und ihrer Parasiten betreffen, ist die Nahrung von größter Bedeutung. Dies gilt besonders für Darmparasiten, also auch für die Protozoen der Termiten, die wahrscheinlich nur mit der Nahrung in den Wirt gelangen. Das bedeutet, daß Tiere, welche von der gleichen Nahrung leben, auch mit gleichen Protozoenarten infiziert sein können, um so mehr als dies zu einer Übereinstimmung im Chemismus des Darmmediums führen kann. Umgekehrt kann aus der Anwesenheit bestimmter Darmprotozoen auf die Nahrungswahl des Wirtes geschlossen werden. Entsprechend ihrer Speisekarte teilen wir die höheren Termiten in 6 Gruppen ein:

Nahrung:

- A. Überwiegend trockene, abgestorbene Pflanzenteile
- B. Trockene und faulende Pflanzenteile, Humus
- C. Faulende Pflanzenteile und Humus
- D. Überwiegend Humus, gelegentlich faulende Pflanzenteile
- E. Ausschließlich Humus
- F. Pilzzüchter

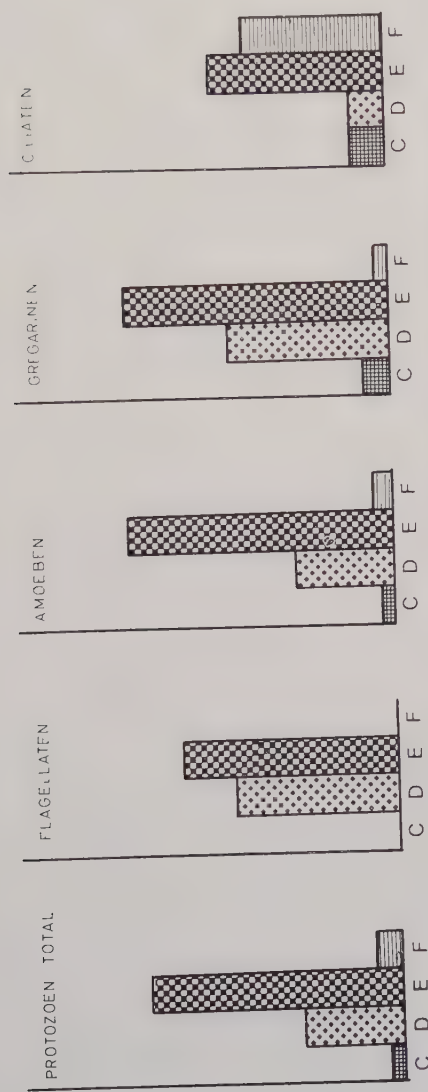


Abb. 46. Prozentuale Verteilung der einzelnen Protozoenfamilien nach Nahrungsgruppen.

In den Gruppen A (Cephalotermes, Microcerotermes, Nasutitermes, Trinervitermes) und B (Amitermes) wurden keine Protozoen gefunden. In sämtlichen restlichen Nahrungsgruppen kommen, wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, Protozoen in unterschiedlicher Verteilung vor. Je mehr sich die Nahrung einer ausschließlichen Humusdiät nähert, desto reichhaltiger wird die Protozoenfauna. Größte Mannigfaltigkeit und intensivsten Befall treffen wir in den Gruppen D und E. In Gruppe F herrschen, was schon aus der Bezeichnung „Pilzzüchter“ (Macrotermitinae) hervorgeht, besondere Bedingungen. Ihre Biologie wurde von GRASSÉ (1945) und GRASSÉ und NOIROT (1951, 1961) studiert. Sie legen im Nest sogenannte „Pilzgärten“ an. Diese werden kunstvoll aus zerkautem, mit Speichel vermischtem Holz aufgebaut. Auf ihnen lebt eine besondere Pilzart, die das Material des Pilzgartens enzymatisch in einer uns unbekannten Art und Weise verändert. Alte, durch die Pilze gleichsam vorverdaute Teile der Pilzgärten werden von den Termiten gefressen. Aber auch andere zellulosehaltige Materialien werden angegangen. Ob diese direkt als Nahrung Verwendung finden ist nicht bekannt; zudem hängt es von der Fähigkeit der Tiere ab, Zellulose oder ähnliche Stoffe zu verdauen.

Tabelle 2 Verteilung der Protozoen nach Nahrungsgruppen

Nahrungsgruppe	Untersuchte Termitenarten	Total der Protozoenarten sämtlicher Wirte	Anteil p/Wirt	Anteil Protozoenarten
C	2	4	2	3,4 %
D	7	30	4,3	25,4 %
E	12	77	6,4	65,3 %
F	8	7	0,9	5,9 %

Einige Arten sammeln außerhalb des Nestes und legen Nahrungsdepots an. In „Speisekammern“ werden Haufen pflanzlicher Fragmente, die oft intensiv mit Speichel durchtränkt sind, aufgestapelt. Im Französischen wird dieses Material als „sciure“ bezeichnet. Im Deutschen dürfte die Bezeichnung „Mulm“ am ehesten diese in Fermentierung begriffenen Pflanzenteile kennzeichnen. Aus Tabelle 3 geht hervor, welche Arten solche Depots anlegen. *Macrotermes ivoriensis* muß besonders erwähnt werden. Sie schneidet aus Blättern kleine, rundliche Stücke aus, lagert diese bis sie völlig ausgetrocknet sind, und baut sie dann in die Pilzgärten ein. Erstaunlicherweise verläuft die Trennlinie zwischen der Mulm-Gruppe und den anderen Macrotermitinae mitten durch die Gattung *Bellicositermes*. Der Mulm spielt wahrscheinlich für die Ernährung von *Bellicositermes natalensis* eine wichtige Rolle. Er wird entweder von den Arbeitern gefressen oder als Baumaterial für die Pilzgärten verwendet und kann mehrere Liter pro Nest ausmachen.

Tabelle 3 Darmprotozoen und Ernährungsbiologie der Macrotermitinae

Termitenart	Faulende Pflanzen- teile	Gesunde Pflanzen- teile	Mulm („sciure“)	Protozoen
<i>Acanthotermes acanthothorax</i>	+	—	+ S	—
<i>Pseudacanthotermes minor</i>	+	+	+ S	—
<i>Macrotermes ivoriensis</i>	+	+	+ P	<i>Endamoeba macrotermitis</i>
<i>Bellicositermes natalensis</i>	+	+	+ S	<i>Endamoeba macrotermitis</i> <i>Gregarina</i> sp. 16 <i>Nyctotherus macrotermitis</i> <i>Nyctotherus regalis</i>
<i>Bellicositermes bellicosus</i>	(+)	+	—	<i>Nyctotherus macrotermitis</i> und <i>regalis</i>
<i>Odontotermes rectangularis</i>	—	+	—	—
<i>Protermes minutus</i>	+ ?	+ ?	—	—
<i>Ancistrotermes</i> sp.	+	+	—	—

Abkürzungen: S = mit Speichel vermischt

P = zum Aufbau der Pilzgärten verwendet

Doch nun zu den Darmprotozoen. Ein Blick auf die Tabelle 3 zeigt, daß Protozoen vorwiegend, allerdings nicht ausschließlich, bei Vertretern der Mulm-Gruppe vorkommen. Als Ausnahme beherbergt *Bellicositermes bellicosus* zwei *Nyctotherus*-arten, die ebenfalls in *B. natalensis* nachgewiesen wurden. Sehr wahrscheinlich ist die Verbreitung dieser Ciliaten weniger durch Nahrungseinflüsse bedingt. Die nahe Verwandtschaft der Wirte dürfte ausschlaggebend sein. Gregarinen und Amöben finden wir nur bei Vertretern der „sciure“-Gruppe. *Endamoeba macrotermitis* kommt in *Macrotermes ivoriensis* und in *Bellicositermes natalensis* vor. Gründe für diese Verteilung können keine angegeben werden. Alle Macrotermitinae haben die gleiche Chance, sich z. B. auf Exkursionen mit Amöben zu infizieren.

Besondere Beachtung verdient die isoliert bei *B. natalensis* vorkommende *Gregarina* sp. 16. Der feuchte Mulm stellt ein ideales Substrat für Gregarinencysten dar. Ähnliche Bedingungen haben weder *B. bellicosus* noch *Macrotermes ivoriensis* zu bieten. Auch muß darauf hingewiesen werden, daß im Mulm von *B. natalensis* Termitengäste (andere Insekten) leben, die als mögliche primäre Wirte der Gregarine in Frage kommen. Sie könnten Cysten im Mulm deponieren, die dann von den

Tabelle 4 Verteilung der Protozoenfamilien nach Nahrungsgruppen

Nahrungs- gruppen	Flagellaten			Amöben			Gregarinen			Ciliaten		
	Tot. m/W	Ant.		Tot. m/W	Ant.		Tot. m/W	Ant.		Tot. m/W	Ant.	
C	—	—	—	1	0,5	2%	2	1	5,4%	1	0,5	9,1%
D	9	1,3	42,9%	12	1,7	24,5%	8	1,1	21,6%	1	0,1	9,1%
E	12	1	57,1%	34	2,8	69,4%	26	2,2	70,3%	5	0,4	45,4%
F	—	—	—	2	0,3	4,1%	1	0,1	2,7%	4	0,5	36,4%

Abkürzungen: Tot. = Summe der Protozoenarten sämtlicher Wirte

m/W = Durchschnittliche Anzahl Protozoenarten pro Wirt

Ant. = Anteil pro Nahrungsgruppe

Termitenarbeitern aufgenommen werden. Diese Möglichkeit müßte im Felde nachgeprüft werden. Die Extensität der Infektion ist immer äußerst gering (4%). Betrachten wir die Verteilung jeder Protozoengruppe gesondert, dann ergibt sich ungefähr das gleiche Bild, wie für die Gesamtverteilung (Tabelle 4, Abb. 44). Klar abgetrennt sind die Flagellaten, die nur in Vertretern der Gruppen D und E angetroffen werden. Solche Unterschiede kommen in der Ciliatengruppe nicht vor. Die Ciliatenverteilung scheint nicht von der Nahrung des Wirtes abhängig zu sein. Bei anderen Protozoen kann der Nahrungsfaktor die systematische Ordnung durchbrechen, d. h. in der gleichen Unterfamilie gibt es Termiten mit und solche ohne Protozoen. Der Grund ist in der Nahrungswahl zu suchen. *Mimeutermes giffardi* (Nasutitermitinae) frißt Humus und ist von Protozoen befallen. Gleich verhält sich *Anoplotermes* sp. (Amitermitinae). *Eutermellus convergens* aus derselben Unterfamilie ist zwar ebenfalls ein Humusfresser, jedoch fehlen die Protozoen. Sie gleicht damit allen anderen typischen Nasutitermitinae (Nasutitermes, Trinervitermes), die keinen Humus fressen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Nahrung die Verbreitung und Reichhaltigkeit der Protozoenfauna wesentlich beeinflußt. Dies gilt vor allem für Flagellaten und Amöben. Ausnahmen können vorkommen.

e) Einfluß der Lebensweise

Niedere Termiten werden allgemein als ausgezeichnetes Beispiel für die Bereicherung einer Parasitenfauna unter Einwirkung der sozialen Lebensweise angeführt. Uns interessieren hier vor allem zwei Fragen:

1. Besteht eine Übereinstimmung zwischen der Stärke des Protozoenbefalls und der Größe der Kolonie?
2. Gibt es Hinweise für einen Austausch von Protozoen zwischen eng zusammenlebenden Kolonien?

Es wäre logisch, daß bei individuenreichen Kolonien, deren Bewohner dicht gedrängt auf engem Raum zusammenleben, die Voraussetzung zur Infektion, z. B. durch Aufnahme von Cysten, größer ist, als in weniger dichtbesiedelten Nestern. Trotzdem kann diesbezüglich keine Korrelation nachgewiesen werden. *Anoplotermes* baut an der Elfenbeinküste kleine Nester, ist jedoch stark infiziert. Gewisse afrikanische Arten von *Amitermes* hingegen, die dichtbevölkerte Nester besitzen und ebenfalls Humus fressen, beherbergen im Gegensatz zu ihren amerikanischen Artgenossen keine Protozoen. Das Zusammenleben auf eng begrenztem Territorium kann zum Austausch von Protozoen zwischen verschiedenen Wirten führen. Die dominierende Wirtsgruppe übt dabei einen wesentlichen Einfluß auf die Zusammensetzung der Protozoenfauna anderer, seltener Termitenarten aus. Die Richtung des Austausches verläuft also vom quantitativ dominierenden zum weniger häufigen Wirt.

Als Territorium wählen wir den Urwald von Banco. In diesem Gebiet hatte ich 13 verschiedene mit Protozoen infizierte Termitengattungen gesammelt. Sie leben dort unter intensiven Konkurrenzbedingungen, was sogar zu gemischten Kolonien führt, wobei Nester einer fremden Art angegriffen und ganz oder teilweise erobert werden. Dies trifft besonders für die Nester von *Cubitermes fungifaber* zu. Die Termiten solcher Mischkolonien zeigen keine auffällige Übereinstimmung ihrer Protozoen. Sie leben wohl räumlich nahe beisammen, sind wahrscheinlich aber doch zu stark voneinander isoliert, um einen Austausch zu ermöglichen. Das gleiche gilt auch für dominierende und seltene Termitenarten. Ein Austausch findet zwar statt, läßt sich aber nicht mit dem Vorherrschen bestimmter Wirtsarten erklären. In Tabelle 5 sind die gemeinsamen Protozoenspecies zusammengestellt.

Im Banco-Urwald dominieren *Cubitermes*, *Procubitermes*, *Thoracotermes* und *Anoplotermes*. Betrachten wir die Summe ihrer mit anderen Termiten gemeinsamen Protozoen, so ist sie nur für *Cubitermes* entsprechend hoch (12), für *Anoplotermes* hingegen recht gering (4). Erstaunlich hoch ist sie bei *Euchilotermes tensus* (13). Diese Art baut kein eigentliches Nest, sondern lebt in *Cubitermes*-nestern oder in unterirdisch verlaufenden Gängen (gilt nur für die Verhältnisse im Banco-Urwald!). Die „feste Burg“, wie sie ein Erdnest darstellt, fehlt also. Zweifellos müssen die Tiere dadurch erhöhte Stress-Bedingungen ertragen. Sind sie vielleicht darum für „fremde“ Parasiten empfänglicher? Diese Theorie ist auch im Falle von *Ophiotermes* und *Basidentitermes* zu erwägen. Hoher Stress, hervorgerufen durch Überbevölkerung eines Areals, Feindnähe und mikroklimatische Verhältnisse, dürfte die Invasion von Protozoen begünstigen. Ein altbekanntes Beispiel solcher stressbedingter Begünstigung eines Parasiten ist die Amöbendysenterie des Menschen. Dies mag auch ein weiterer Grund für die reichhaltige Darmfauna der Humusfresser sein.

Tabelle 5 Anzahl und Verteilung gemeinsamer Protozoenarten

	Cubit.	Procubit.	Nodit.	Thoracot.	Allognathot.	Euchilot.
Cubit.	—	2	1	1	1	2
Procubit.	2	—	1	1	—	1
Nodit.	1	1	—	1	—	—
Thoracot.	1	1	1	—	1	2
Allognathot.	1	—	—	1	—	1
Euchilot.	2	1	—	2	1	—
Ophiot.	1	3	—	1	—	3
Termes	—	1	—	1	—	1
Basident.	2	—	—	—	1	2
Pericaprit.	—	—	—	—	—	—
Mimeut.	—	—	—	—	—	—
Orthot.	1	—	—	—	—	1
Anoplot.	1	—	—	—	1	—
Total	12	9	3	8	5	13

d) Einflüsse ökologischer Faktoren

Drei ökologisch getrennte Gebiete sollen hier verglichen werden: Urwald, feuchte Littoralsavanne und trockene Baule-Savanne (Tabelle 6, Abb. 47).

Im Urwald dominieren die Amöben. Fast gleich stark sind die Gregarinen vertreten. Weniger ausgeprägt ist der Befall mit Flagellaten und am seltensten werden Ciliaten angetroffen.

Auch in der Littoralsavanne überwiegen die Amöben ganz deutlich. Relativ häufig sind auch die Flagellaten. Die Gregarinen stehen hier erst an dritter Stelle und etwa gleich häufig werden Ciliaten angetroffen.

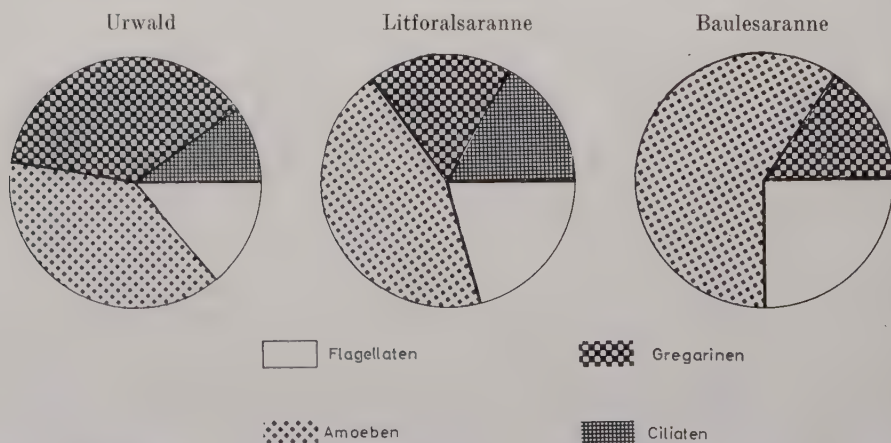


Abb. 47. Prozentualer Anteil der verschiedenen Protozoengruppen bezüglich der gesamten Protozoenfauna einer ökologischen Zone.

Für die Baule-Savanne gelten ebenfalls die Amöben als die häufigste Protozoengruppe. Gut vertreten sind auch die Flagellaten. Gregarinen sind seltener und Ciliaten wurden keine gefunden.

Betrachten wir die durchschnittlichen Verhältnisse für den einzelnen Wirt, so ist die Infektion mit Amöben bei Termiten der Baule-Savanne am stärksten. Weniger intensiv ist sie bei Urwaldformen und noch seltener werden Arten aus der Littoral-savanne befallen. Die Gregarinen dominieren ganz deutlich in den Urwaldtermiten. Sehr viel weniger trifft man sie bei Vertretern aus den beiden Savannenzonen. Dies mag, wie wir bereits im Falle der Mulmdepots von *Bellicositermes natalensis* festgestellt haben, mit dem für die Cystenentwicklung idealen Mikroklima des Bodens im Urwald zusammenhängen. Nicht nur die hohe Feuchtigkeit, sondern auch Ausschluß von Licht, was in Bodennähe der Fall ist, dürfte sich positiv auswirken. Die Verteilung der Flagellaten ist in den zwei Savannengebieten etwa gleich. Seltener werden Termiten des Urwaldes befallen. Ciliaten kommen vor allem in der Littoral-savanne (*Bellicositermes*), weniger häufig in Urwaldtermiten vor und in den Arten aus der Baule-Savanne fehlen sie ganz.

Ophiot.	Termes	Basident.	Pericaprit.	Mimeut.	Orthot.	Anoplot.
1	—	2	—	—	1	1
3	1	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
1	1	—	—	—	—	—
—	—	1	—	—	—	1
3	1	2	—	—	1	—
—	1	1	—	—	1	—
1	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	1	1	—
—	—	—	—	—	—	2
—	—	1	—	—	—	—
1	—	1	—	—	—	—
—	—	—	2	—	—	—
11	4	8	2	1	4	+

Tabelle 6 Verteilung der Protozoengruppen nach ökologischen Gebieten

	Urwald			Littoral-Savanne				Baule-Savanne				
	TP	W	P/w	% TP	TP	W	P/w	% TP	TP	W	P/w	% TP
Flagellaten	12		0,8	14,5	4		1,0	23,5	5		1,0	25
Amöben	32		2,1	39,2	7		1,8	41,3	12		2,4	60
Gregarinen	30		2,0	36,5	3		0,8	17,6	3		0,6	15
Ciliaten	8		0,5	9,8	3		0,8	17,6	—		—	—

Abkürzungen: TP W = Total der in sämtlichen Wirten vorhandenen Protozoen

P/w = Anteil pro Wirt

% TP = Anteil in % sämtlicher Protozoen

e) Wirtsspezifität

Über die Verteilung gemeinsamer Protozoenarten wurde schon in einem früheren Kapitel gesprochen (Einflüsse der Lebensweise). Die Wirtsspezifität steht mit diesem Problem in engstem Zusammenhang. Wir müssen uns klar darüber sein, daß sie auf verschiedene Art und Weise erworben wird. Das Zusammenleben während langer Zeit kann zu völliger Adaption führen, was sich in einem regelmäßigen und intensiven Befall äußert. Dies geht so weit, daß der betreffende Parasit, auch wenn er experimentell auf einen ähnlichen Wirt übertragen wird, in diesem nicht mehr leben kann. Ein anderer Fall von Wirtsspezifität tritt auf, wenn aus irgendeinem Grund ein Austausch mit anderen Wirten nicht stattfinden kann (ökologische Barrieren, isolierte Lebensweise, Konkurrenzvorgänge im Wirt). Wir wissen weder über die Biologie der einzelnen Termitenarten noch über diejenige ihrer Protozoen genügend, um entscheiden zu können, welche Art von Wirtsspezifität in den einzelnen Fällen vorliegt. Aus den meist niedrigen Befallszahlen kann geschlossen werden, daß die Assoziation zwischen Termiten und Protozoen jüngerem Datums ist. Eine Ausnahme macht *Termitophrya africana* bei den *Apicotermitinae*, was wir bereits an anderer Stelle erwähnt haben.

In Tabelle 7 wird der Versuch unternommen, die Verhältnisse für die einzelnen Protozoengruppen darzustellen. Am wenigsten wirtsspezifisch scheinen die Flagellaten zu sein. Im Mittel wurden 3,4 theoretische Wirte pro Flagellatenart berechnet. Vor allem sind es die Trichomonaden, die ein ausgedehntes Wirtsspektrum aufweisen. So kann *Trichomonas* sp. 1 regelmäßig in 8 verschiedenen Termitenarten (5 Gattungen) angetroffen werden. Die Amöben verhalten sich von Fall zu Fall verschieden. Der Mittelwert für die theoretische Wirtszahl pro Art liegt bei ihnen etwas tiefer (2,2). Als Beispiele wenig spezifischer Arten können *Endamoeba disparata* (in 5 Termitenarten aus 5 verschiedenen Gattungen), *E. perforata* und *E. lutea* angeführt werden. *E. dabouensis*, *E. thoracotermitis* und *E. gigantea* hingegen leben nur in einer einzigen Wirtsart. Eine engere Beziehung besteht auch zwischen *Endamoeba iusta* und Termiten der Gattung *Cubitermes*. Meist sind über 80 % der Wirte infiziert. Diese Amöbenart kommt ebenso in *Proecubitermes sjöstedti* vor, doch dürfte es sich hier um eine nachträglich erworbene Assoziation handeln, da die Extensität des Befalls bedeutend kleiner ist (17 %). Auffällige Wirtsspezifität treffen wir bei Ciliaten und trotz minimaler Befallsintensität bei Gregarinen.

f) Parasitophyletische Betrachtungen

Im allgemeinen sind die Beziehungen zwischen wirbellosen Tieren und ihren Parasiten schlecht untersucht. STAMMER (1957) stellt fest, daß phylogenetische Zusammenhänge oft von ethologischen und ökologischen Faktoren, die einen wesentlichen Einfluß ausüben können, verwischt werden. Genau den gleichen Eindruck

Tabelle 7 Wirtsspezifität

	n P	n TA	TA/P	n TG	TG/P
Flagellaten	5	17	3,4	12	2,4
Amöben	19	42	2,2	33	1,7
Gregarinen	29	35	1,2	35	1,2
Ciliaten	8	11	1,4	9	1,2

Abkürzungen: n P = Anzahl Protozoenarten

n TA = Anzahl infizierter Termitenarten

TA/P = Verschiedene Termitenarten pro Protozoenart

n TG = Anzahl infizierter Termitengattungen

TG/P = Verschiedene Termitengattungen pro Protozoenart

haben wir auch bei den von uns untersuchten Termiten. Schon in früheren Kapiteln wurden Fälle verirrten Auftretens bestimmter Protozoenarten diskutiert. Auch Beispiele von sekundärem Protozoenerwerb liegen vor. Andererseits werden oft in nahe verwandten Wirten ganz verschiedene Darmbewohner angetroffen. Solche Fälle können natürlich nicht als zusätzliche Indizien bei Verwandtschaftsfragen herangezogen werden. Je besser ein Parasit (im weitesten Sinne des Begriffes) an seinen Wirt adaptiert ist, um so eher kann er als Beweis in stammesgeschichtlichen Fragen dienen. Auf solche Zusammenhänge wollen wir in diesem letzten Kapitel zu sprechen kommen. Wir vergleichen mit dem von AHMAD (1952) aufgestellten Stammbaumschema. Dieses entstand aus morphologischen Untersuchungen der Mandibelbezeichnung bei Arbeitern. Es wurden nur jene Gattungen berücksichtigt, welche auf Darmprotozoen getestet worden sind. Das Schema hat also Lücken, derer wir uns bewußt sein müssen. Jeder Protozoengruppe wird ein Symbol zugeordnet und bei der entsprechenden Wirtsgattung eingesetzt (Abb. 48, 49)

Auffällig ist der reichhaltige Protozoenbefall bei den Termitinae. Hier haben wir ein eindruckliches Beispiel zur Eichlerschen Regel vor uns, welche besagt, daß in systematisch reicher gegliederten Wirtsgruppen im Gegensatz zu weniger entfalteten auch eine reichhaltigere Parasitenfauna vorkommt

Betrachten wir zuerst die Flagellaten. In der Linie *Cubitermes* — *Procubitermes* — *Ophiotermes* — *Euchilotermes* ist die Befallsintensität für *Trichomonas* durchschnittlich höher als 50 %. Das gleiche gilt für die Intensität der Infektion im einzelnen Individuum. Die Vertreter dieser Gruppe kommen daher als primäre Wirte des Flagellaten in Frage. In den Gattungen *Basidentitermes* und *Orthotermes* ist die Befallsexintensität hingegen nur halb so groß, was auf einen sekundären, nicht phylogenetisch bedingten Erwerb hindeutet. *Mimeotermes* ist bezüglich der Flagellaten ein Spezialfall, denn diese Gattung beherbergt als einziger Wirt Vertreter von *Monocercomonas* und *Retortamonas*. Die Gattung *Chilomastix* scheint auf die Gruppe *Cubitermes* — *Procubitermes* — *Ophiotermes* beschränkt zu sein.

Weniger klare Verhältnisse treffen wir bei Amöben, wo andere Faktoren (Nahrung, gemeinsames Biotop) sich intensiver auswirken. Als Beispiel des Befalles mit gleichen Protozoenarten wählen wir *Endamoeba disparata* und *E. solitaria*. Bei *Thoracotermes* sind die Befallsexintensität und -intensität am höchsten. *Euchilotermes*, *Termes* und *Procubitermes*, in denen die gleichen Amöbenarten leben, sind weniger häufig und auch weniger stark infiziert. *Thoracotermes* gehört zu den an den betreffenden Fundorten dominierenden Termiten. Vermutlich findet ein Austausch in Richtung der weniger stark befallenen Wirte statt.

Wie schon früher festgestellt, sind die Gregarinen im allgemeinen wirtsspezifisch. Weit im Stammbaumschema auseinanderliegende Wirte zeigen auch gleiche Extensität und Intensität des Befalls. Wie wir bereits gesehen haben, wird dieser von Nahrungsfaktoren und mikroklimatischen Bedingungen beeinflusst. Nur so kann das isolierte Vorkommen von Gregarinen in *Bellicositermes*, *Mimeotermes* und *Anoplotermes* erklärt werden.

Die Verbreitung von *Termitophrya* brauchen wir nicht mehr zu erläutern. Deutlich hebt sich diesbezüglich die Gruppe *Trichotermes* — *Jugositermes* — *Rostrom*

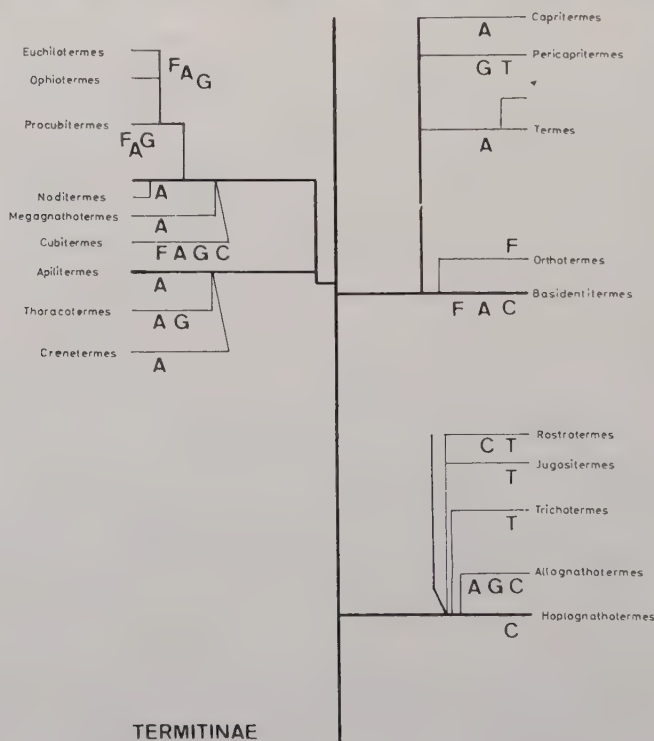


Abb. 48. Stammbaum der Termitinae und Protozoenverteilung.

F = Flagellaten; A = Amöben; G = Gregarinen; C = Ciliaten; T = *Termitophrya*.

termes aus dem Schema hervor. Sekundärer Befall darf für Pericapritermes und Anoplotermes angenommen werden. Die Nyctotheren zeigen in der Wirtswahl eine gewisse Übereinstimmung mit Termitophrya. Sie werden in der Gruppe Hoplognathotermes — Allognathotermes — Jugositermes — Rostrotermes — Basidentitermes angetroffen. Vereinzelt treten sie bei Cubitermes, Eutermellus und Amitermes auf, was ebenfalls nicht phylogenetisch bedingt sein dürfte. Klar isoliert ist auch Bellicositermes. Als Einzelfall wäre noch das Vorkommen eines Balantidiums in Anoplotermes zu erwähnen.

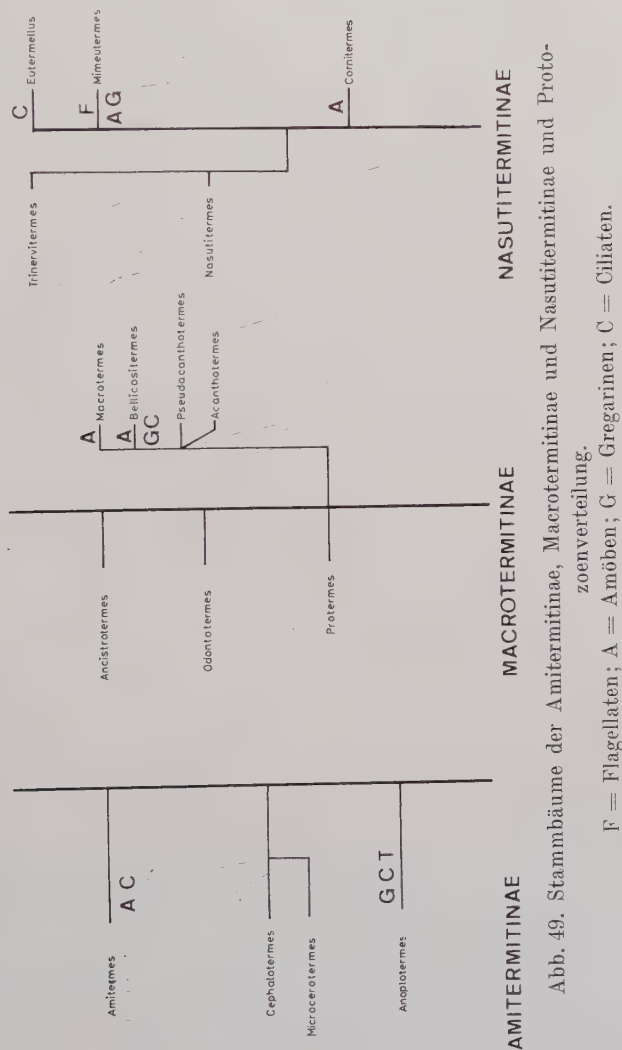


Abb. 49. Stammbäume der Amitermitinae, Macrotermitinae und Nasutitermitinae und Protozoenverteilung.

Résumé

Ce travail est un inventaire des protozoaires vivant dans le tube digestif de plusieurs espèces de termites supérieurs (Fam. Termitidae) de la Côte d'Ivoire.

Nous avons examiné 36 espèces de termites (26 genres différents) dont 23 (= 60%) étaient parasitées.

Nous avons trouvé 5 flagellées appartenant aux genres *Monocercomonas* (1), *Trichomonas* (2), *Chilomastix* (1) et *Retortamonas* (1); 19 espèces d'amibes des genres *Endamoeba* (16) et *Endolimax* (3); 28 grégaires des genres *Gregarina* (23), *Steinina* (2) et 3 espèces indéterminables; 8 espèces de ciliés des genres *Nyctotherus* (6), *Balantidium* (1) et *Termitophrya* (1). La plupart de ces protozoaires sont signalés pour la première fois.

De plus, nous voulions savoir s'il existe une corrélation entre la biologie de l'hôte (nourriture, densité de la population, biotope, position phylogénique) et la distribution de ses protozoaires intestinaux.

L'extension de l'infection dans une population de termites est, dans la plupart des cas, assez faible (25—40%). De même l'intensité de l'infection par individu est peu importante (cela étant valable surtout pour les ciliés et les grégaires). Dans le contenu intestinal des formes sexuées de *Cubitermes fungifaber*, nous n'avons jamais pu mettre de protozoaires en évidence. Il est fort probable que les individus d'une nouvelle colonie s'infectent par hasard, en se nourrissant, ce que favorise la densité remarquable de la population de ces termites tropicaux. La nature de la nourriture semble être un facteur de la plus grande importance pour la distribution spécifique des protozoaires dans les différentes espèces de termites. Plus la nourriture est essentiellement à base d'humus, plus le parasitisme est varié et intense. Ainsi, tous les membres de la sous-famille Termitinae sont infectés (ils sont tous des mangeurs typiques d'humus). Les barrières phylogéniques sont souvent masquées par ce facteur nourriture. Il est possible que des causes écologiques (comparaison des protozoaires d'une même espèce d'hôte, provenant de la forêt tropicale, de la savanne humide et de la savanne sèche) ou d'autres facteurs dont nous ignorons encore l'importance réelle, sont également responsables de la distribution des protozoaires, comme nous-mêmes l'avons observé.

Summary

This is a study of the intestinal protozoa in termites of the Ivory Coast belonging to the family Termitidae.

36 termite species out of 26 different genera were tested. 60% (= 23 species) proved to be infected with intestinal protozoa.

There were found 5 species of flagellates belonging to the genera of *Monocercomonas* (1), *Trichomonas* (2), *Chilomastix* (1) and *Retortamonas* (1); 19 species of amoebae belonging to the *Endamoeba* (16) and *Endolimax* (3) group; 29 species of gregarines belonging to the genera *Gregarina* (23), *Steinina* (2) and 3 species which could not be determined; 8 ciliate species belonging to the genera *Nyctotherus* (6), *Balantidium* (1) and *Termitophrya* (1). Most of these protozoa have been described for the first time.

The possibility of a correlation between the biology of the hosts (food, population density, biotope, phylogeny) and the distribution of their intestinal protozoa has also been tested. The average extent of infection in a given population of termites is normally low (25—40%). The same is true for the intensity of infection in an individual termite, especially as far as ciliates and gregarines are concerned. The gut contents of the reproductive caste of *Cubitermes fungifaber* showed no protozoa. The individuals of a new colony seem to infect themselves by feeding. This would be favoured by the dense population of termites in the tropics.

Food seems to be the most important factor that influences the distribution of protozoa. The protozoa fauna becomes richer the more the food approaches a pure humus diet. All members of the subfamily Termitinae, representing typical humus feeders, are infected. The phylogenetic relationship between host species is often hidden by the food factor which leads to convergences. The protozoal fauna of identical termite species living in the tropical rain forest, the humid littoralsavanna and the dry bushsavanna were compared in order to test ecological factors. These and possibly some other factors — the real importance of which we ignore at present — must also be responsible for the resulting protozoa distribution.

Literatur

- AHMAD, M., 1950. The phylogeny of termite genera based on imagoworker mandibles. *Bull. Amer. Nat. Hist.* **95**, 43—86.
- ALEXEIEFF, A., 1912. Le parasitisme des Eugléniens et la phylogénie des Sporozoaires sensu stricto. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 5e série. **10**, N. et R. 4.
- BERNSTEIN, T., 1928. Untersuchungen an Flagellaten aus dem Darmkanal der Termiten aus Turkestan. *Arch. Protk.* **61**, 9—37.
- BHATIA, B. L., 1936. Protozoa (Sporozoa). Taylor & Francis Ltd., London.
- GULATI, A. N., 1927. On some parasitic ciliates from Indian frogs, toads, earthworms and cockroaches. *Arch. Protk.* **57**, 85—118.
- BISHOP, A., 1931. A description of *Embadomonas* n. spp. from *Blatta orientalis*, *Bufo vulgaris*, *Salamandra maculosa*; with a note upon the „cyst“ of *Trichomonas batrachorum*. *Parasitology* **23**, 286—300.
- BÜTSCHLI, O., 1878. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. *Zeitschr. für wissensch. Zool.* **30**, 273.
- CARINI, A., 1933. Sobre un Nyctotherus de intestino de un coleoptero. *Rev. de Biol. e Hyg.* **4**, 9—10.
- 1935. Sobre un Nyctotherus de una barata da agua. Published by Novena reunion de la Sociedad Argentina de Patologia Regional, item no. **146**, 628—629.
- CHAKRAVARTY, M. M., 1959. Systematic position of some genera and classification of the suborder Cephalina Delage and Herouard. *Proc. Zool. Soc. of Bengal* **12**.
- CHATTON, E., LWOFF, A., 1929. Contribution à l'étude de l'adaptation d'*Ellobiophrya donacis* CH. et LWOFF, péritriche vivant sur les branchies de l'acéphale *Donax vittatus* DA COSTA. *Bull. Biol. France Belg.* **63**, 321—349.
- BRODSKY, A., 1909. Le parasitisme d'une Chytridinée du genre *Sphaerita* Dangeard chez *Amoeba lima* DUJARD. Etude comparative. *Arch. Protk.* **17**, 1—18.
- 1953. Ordre des Amoebiens nus ou Amoebaea. In: GRASSÉ, P. P.: *Traité de Zoologie* **1**, fasc. 2. Masson & Cie, Paris.
- CLAPARÈDE, E., LACHMANN, J., 1858—61. Études sur les infusoires et les rhizopodes. *Mém. Inst. nat. Genève* **5**, 1—260; **6**, 261—428; **7**, 1—291.
- CLEVELAND, R. L., 1924. The physiological and symbiotic relationship between the intestinal protozoa of termites and their host, with special reference to *Reticulitermes flavipes* KOLLAR. *Biol. Bull.* **46**, 178—227.
- 1925. The effect of oxygenation and starvation on the symbiosis between the termite *Termopsis* and its intestinal flagellates. *Biol. Bull.* **48**, 309—325.
- 1925. The ability of termites to live perhaps indefinitely on a diet of pure cellulose. *Biol. Bull.* **48**, 289—293.

- CLEVELAND, R. L., 1926. Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates. *Quart. Rev. Biol.* **1**, 51—60.
- 1928. Further observations and experiments on the symbiosis between termites and their intestinal protozoa. *Biol. Bull.* **54**, 231—237.
- CORLISS, J. O., 1959. An illustrated key to higher groups of the ciliated protozoa, with definition of terms. *J. Protozool.* **6**, 265—281.
- 1961. The ciliated protozoa. Pergamon Press, New York.
- CRAWLEY, H., 1907. List of polycystid gregarines of USA III. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.* **59**, 220—228.
- DANGEARD, P. A., 1895. Mémoires sur les parasites du noyau et du protoplasme. *Le Botaniste* **4**, 199—248.
- DESAI, R. N., UTTANGI, J. C., 1962. On a new Gregarine *Sphaerocystis termitis* n. sp. from the Indian termite *Capritermes incola* Wasm. *J. Anim. Morph. Phys.* **9**, 110—114.
- DESPORTES, L., 1963. Cycle évolutif d'une nouvelle grégarine parasite de termites: *Diplocystis zoothermopsidis* n. sp. (Eugregarina, Diplocystidae). *C. rend. Acad. Sci. Paris* **257**, 4013—5.
- DOBELL, C. C., 1910. On some parasitic protozoa from Ceylon. *Spolia Zeylanica* **7**, 65—87.
- DOFLEIN, F., REICHENOW, E., 1953. *Lehrbuch der Protozoenkunde*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- DOGIEL, A., 1963. *Allgemeine Parasitologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- ELLIS, M. M., 1913. A descriptive list of the gregarines of the new world. *Trans. Amer. Micr. Soc.* **32**, 259—296.
- ENTZ, G., 1913. Über Organisationsverhältnisse von *Nyctotherus piscicola*. *Arch. Protok.* **29**, 362—386.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1910. La fixation chez les infusoires ciliés. *Bull. sci. France Belg.* **44**, 27—50.
- FOERSTER, H., 1938. Gregarinen in schlesischen Insekten. *Z. Parasitenk.* **10**, 157—209.
- GHIDINI, G. M., MORIGGI, M., 1943. Precisazioni sul ciclo biologico di *Gregarina ausoniac* GUID. & MOR. 1941 ospite *Reticulitermes lucifugus* Rossi. *Riv. Parassit.* **7**, 1, 57—58.
- GHOSH, E. N., 1922. On a new ciliate *Balantidium blattarum* from *Blatta americana*. *Parasitology* **14**, 15—16.
- 1922. On a new ciliate, *Balantidium ovatum* sp. n., an intestinal parasite in the common cockroach. *Parasitology* **14**, 371.
- 1925. On a new ciliate, *Balantidium knowlesii* sp. nov., a coelomic parasite in *Culicoides peregrinus*. *Parasitology* **17**, 189.
- GÖHRE, E., 1943. Untersuchungen über den plasmatischen Feinbau der Gregarinen mit besonderer Berücksichtigung der Sexualverhältnisse. *Arch. Protok.* **96**, 295—324.
- GRASSÉ, P. P., 1928. Sur quelques *Nyctotherus* (Infusoires hétérotriches) nouveaux ou peu connus. *Ann. Protistol.* **1**, 55.
- 1945. Recherches sur la biologie des termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sci. Nat., Zool.* **7**, 11, 115—144.
- 1952—53. *Traité de Zoologie*, tome **1**, fasc. 1 et 2. Masson & Cie, Paris.
- NOÏROT, CH., 1945. La transmission des flagellés symbiotiques et les aliments des Termites. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **79**, 4, 273—292.
- 1951. Nouvelles recherches sur la biologie de divers termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sci. Nat., Zool.* **13**, 11, 291—342.
- — 1959. L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia* **15**, 10, 365—372.
- — 1961. Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Em. *Ins. Soc.* **8** (4), 311—359.
- HATT, P., 1931. L'évolution des Porosporides chez les Mollusques. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **72**, 341—415.

- HENDERSON, J. C., 1941. Studies of some Amoeba from a termite of the genus *Cubitermes*. Univ. Cal. Publ. Zool. **14**, 357—378.
- HIGGINS, H. T., 1929. Variations in the *Nyctotherus* (Protozoa, Ciliata) found in frog and toad tadpoles and adults. Trans. Amer. Micr. Soc. **48**, 141—157.
- HUNGATE, R. E., 1939. Experiments on the nutrition of Zootermopsis: III. The anaerobic carbohydrate dissimilation by the intest. protozoa. Ecology **20**, 230.
- KAMM, M. W., 1922. Studies on Gregarines II. Synopsis of the polycystid gregarines of the world, excluding those of the Myriapoda, Orthoptera and Coleoptera. Illinois. Biol. Monogr. **7**, 1—104.
- KARANDIKAR, K. R., RODGI, S. S., 1955. Studies on the gregarines in the millipedes of Bombay-Karnatak. Jour. Univ. Bombay **24**, 15—37.
- KIDDER, G. W., 1939. The intestinal protozoa of the wood-feeding roach *Panesthia*. Parasitology **29**, 163.
- KIRBY, H., 1928. Studies on some amoeba from the termite *Mirotermes*, with notes on some other Protozoa from the Termitidae. Quart. J. Micr. Sci. **71**, 189—222.
- 1931. Trichomonad flagellates from termites II. *Eutrichomastix* and the subfamily Trichomonadinae. Univ. Cal. Publ. Zool. **36**, 171—262.
- 1932. Protozoa in termites of the genus *Amitermes*. Parasitol. **24**, 289—304.
- KUDO, R. R., MEGLITSCH, P. A., 1938. On *Balantidium praenucleatum* n. sp. inhabiting the colon of *Blatta orientalis*. Arch. Protk. **91**, 111—124.
- KÜNSTLER, J., 1884. *Nyctotherus Duboisii*. Jour. de Micrographie.
- LABBÉ, A., 1899. Sporozoa in: Das Tierreich. 5. Lieferung. R. Friedländer, Berlin.
- LAIRD, M., 1953. The protozoa of New Zealand intertidal zone fishes. Trans. roy. Soc. N. Z. **81**, 79—143.
- 1959. *Caliperia brevipes* n. sp. (Ciliata: Peritricha) epizoic on *Raja erinacea* MITCHELL at Saint Andres, New Brunswick. Canad. J. Zool. **37**, 283—288.
- LÉGER, L., 1899. Quelques types nouveaux de Dactylophorides de la région méditerranéenne. Trav. St. Zool. Wimereux **7**, 390—5.
- 1906. Etude sur Taeniocystis mira Léger, Grégarine métamérique. Arch. f. Protist. **7**, 307—29.
- DUBOSCO, O., 1909. Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Arch. f. Protist. **17**, 17—134.
- 1910. Deux grégarines de Crustacés: *Porosporaportunidarum* et *Cephaloidophora maculata* n. sp. Arch. Zool. Exp. Gén. 5e série **6**, N. et R.
- LEIDY, J., 1877. On intestinal parasites of *Termes flavipes*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **146**.
- 1879. On Amoeba blattae. Proc. Acad. Sci. **31**, 204—205.
- 1881. The parasites of the termites. J. Acad. Sci. Philadelphia **8**, 415—447.
- LESPÈS, C., 1856. Recherches sur l'organisation et les mœurs du *Termite lucifuge*. Ann. Sci. Nat., Zool. sér. **4**, **5**, 227—282.
- LUCAS, C., 1926. Two new species of amoeba found in cockroaches with notes on the cyst of *Nyctotherus ovalis* LEIDY. Parasit. **19**, 223—235.
- 1927. A study of excystation in *Nyctotherus ovalis* LEIDY. Parasitology **19**, 223—235.
- MELLO DE, J. F., LOBO, B., 1941. First record of an amoeba parasitic of an Indian termite. Proc. Indian Acad. Sci. (sect. B) **14**, 68—73.
- MERCIER, L., 1910. Contribution à l'étude de l'Amibe de la Blatte (*Entamoeba blattae* BÜTSCHLI). Arch. Protk. **20**, 143—175.
- MERCIER, L., 1912. *Cephaloidophora talitri* n. sp. Grégarine parasite du Talitre. C. R. Soc. Biol. **72**, 38—9.
- MORRIS, S., 1936. Studies on *Endamoeba blattae* BÜTSCHLI. Jour. Morph. **59**, 225—256.
- NOBLE, E. R., NOBLE, G. A., 1961. Parasitology. Lea & Febiger, Illinois.

- NOIROT, CH., NOIROT-TIMOTHÉE, C., 1959. *Termitophrya* gen. nov. type d'infusoire cilié commensal de certains termites. C. R. Acad. Sci. Paris **249**, 775—777.
- PINTO, C., 1926. *Nyctotherus* dos blattideos do Brasil. Bol. Biol. **1**, 14—16.
- 1923. Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen. Mem. Inst. Oswaldo Cruz **15**, 19.
- PUYTORAC DE, P., 1954. Hématophagie chez *Nyctotherus scinci* sp. nov., cilié hétérotriche parasite de *Scincus scincus* L. Remarques sur les nyctothères. Bull. Soc. Zool. France **79**, 121—127.
- RAABE, Z., 1951. *Ambiphrya miri* g. n., sp. n. — eine Übergangsform zwischen Peritricha-Mobilia und Peritricha-Sessilia. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sect. C, **6**, 339—358.
- ROSENBERG, L. E., 1937. The neuromotor system of *Nyctotherus hylae*. Univ. Cal. Publ. Zool. **41**, 249—276.
- SASSUCHIN, D. N., 1928. Zur Frage über die Parasiten der Protozoen. Parasiten von *Nyctotherus ovalis* LEIDY. Arch. Protistenk. **64**, 61.
- SIEBOLD VON, C. T. E., 1839. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere. Danzig.
- SOLOW, B., 1911. Liste des Grégarines décrits depuis 1899. Zool. Anz. **38**, 277—295.
- STAMMER, H. J., 1957. Gedanken zu den parasitophyletischen Regeln und zur Evolution der Parasiten. Zool. Anz. **159**, 255—267.
- STEIN, F., 1867. Der Organismus der Infusionsthier. II. Abtheilung. Leipzig.
- THÉODORIDÈS, J., 1954. Parasitisme et écologie. Biol. méd. **18**, 4, 440—463.
- JOLIVET, P., 1959. Eugrégarines Parasites de Coléoptères. Explor. Parc. Nat. Albert, 2e série, **8**, 95 pp.
- TUZET, O., ORMIÈRES, R., 1962. A propos du noyau protoméritique des grégarines. Cah. Biol. Mar. **3**, 209—211.
- UTTANGI, J. C., DESAI, R. N., 1962. On some gregarines from the nonxylophagous termite *Speculitermes cyclops sinhalensis* from Dharwar (India). J. Anim. Morph. Phys. **9**, 97—109.
- WATSON, M. E., 1916. Studies on gregarines I. Synopsis of the Eugregarina records from the Myriapods, Orthoptera and Coleoptera of the world, including a description of 21 new species with 15 plates. Illinois. Biol. Monogr. **2**, 1—258.
- 1916. Observations on polycystid gregarines from Arthropoda. J. Parasit. **3**, 65—75.
- 1916. Some new gregarine parasites from arthropoda. J. Parasit. **2**, 27—36.
- WATSON-KAMM, M. E., 1918. New gregarines from Coleoptera. J. Parasit. **4**, 159—163.
- 1922. A list of new gregarines described from 1911 to 1920. Trans. Amer. Microsc. Soc. **41**, 122.
- WELLMER, L., 1911. Sporozoen ostpreußischer Arthropoden. Schr. Physik. Ges. Königsbg. **52**, 103—164.
- WENRICH, D. H., 1935. Host-parasite relations between parasitic protozoa and their hosts. Proc. Amer. phil. Soc. **75**, 605.
- WICHTERMAN, R., 1937. Division and conjugation in *N. cordiformis* STEIN (Protozoa, Ciliata) with special reference to the nuclear phenomena. J. Morphology **60**, 563—611.
- ZELIFF, C. C., 1933. A new protozoan from the larva of the beetle *Osmoderma scabra*. Proc. U. S. Nat. Mus. **82** (Art. 23), 1—3.
- ZULUETA DE, C., 1916. Sobre la estructura y bipartición de *Nyctotherus ovalis* LEIDY. Trabajos del Museo nacional de Cien. Nat. Ser. zool. **26**, 5—16.

Anschrift des Verfassers: Dr. ROLAND GISLER, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57, 4051 Basel (Schweiz).

Curriculum vitae

Am 17. April 1938 wurde ich, Roland Henri Pierre Gisler, von Basel, als Sohn des Kaufmanns Etienne Gisler und seiner Gattin Germaine geb. Grienberger, geboren.

In Basel besuchte ich die Primarschule und das Realgymnasium, trat anschließend in die Kantonale Handelsschule über, wo ich im Jahre 1957 die Handelsmaturität bestand. Im Frühjahr desselben Jahres immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel. Im Hauptfach studierte ich Zoologie. Als Nebenfächer wählte ich Botanik, Chemie und Biochemie. Ich besuchte die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Dozenten: E. Batschelet, K. Bernhard, H. Dahn, H. Erlenmeyer, S. Fallab, E. W. Flückiger, T. A. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, E. Handschin, P. Huber, M. Monnier, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, T. Reichstein, M. Reiff, R. Schenk, R. Schenkel, H. Seiler und M. Staehelin.

Außerdem nahm ich an Vorlesungen und Kursen im Rahmen des Tropenmedizinischen Kurses des Schweizerischen Tropeninstituts teil.

Seit 1961 arbeitete ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. R. Geigy am Schweizerischen Tropeninstitut an der vorliegenden Dissertation. Das Material zu dieser Untersuchung sammelte ich während 6 Monaten an der Elfenbeinküste (Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Adiopodoumé).

